Trilobiten der unteren *Pericyclus*-Stufe (Unterkarbon) aus dem Kohlenkalk Belgiens.

GERHARD HAHN,
Geologisch-Paläontologisches Institut der Freien Universität Berlin.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

1963

D 188

Dekan: Prof. Dr. H. LÜERS.

1. Referent: Prof. Dr. M. RICHTER.

2. Referent: Prof. Dr. K. GÜNTHER.

Tag der mündlichen Prüfung: 24. 1. 1962.

Tag der Promotion: 24. 7. 1963.

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Übersicht.

Die Trilobiten des Kohlenkalkes von Modave (E-Belgien) werden im Hinblick auf Systematik, Variabilität, postlarvale Ontogenie, stratigraphische Stellung und Ökologie untersucht. Material von fünf Genera liegt vor: *Cyrtosymbole, Brachymetopus, Piltonia, Cummingella* und *Phillipsia.* Die Darstellung erfolgt in drei Teilen. Im ersten Teil wird die Untergattung *Cyrtosymbole (Belgibole)* n. sg. beschrieben, und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen werden erörtert. Zur Erfassung der Variabilität und Ontogenie werden statistische Methoden zu Hilfe genommen. Im zweiten Teil werden *Brachymetopus* und *Piltonia,* im dritten Teil *Cummingella* und *Phillipsia* sowie die Stratigraphie, die Ökologie und allgemeine Fragen der Ontogenie der Pygidien behandelt.

Teil 1. Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Senck. leth., 44 (3): 209-249; 1963.

Teil 2: Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964 und von *Piltonia kuehnei* n. sp. — Senck. leth., 45 (5): 347-379; 1964 [c].

Teil 3: *Phillipsia truncatula* (Phillips 1836), *Cummingella jonesi* cf. *belgica* (V. N. Weber 1937). - Allgemeine Bemerkungen zur postlarvalen Ontogenie isolierter Pygidien. - Fundort und Fundschicht der Modave-Trilobiten. — Senck. leth., 45 (6): 459-487; 1964 [d].

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548012_0061

Senck. leth. | 44 | (3) | 209—249 | Frankfurt am Main, 15. 8. 1963

Trilobiten der unteren *Pericyclus*-Stufe (Unterkarbon) aus dem Kohlenkalk Belgiens.

Teil 1: Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.

GERHARD HAHN,
Geologisch-Paläontologisches Institut der Freien Universität Berlin.

Tafel 37-38, Abbildung 1-36, Tabelle 1-6.

Übersicht.

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica n. sg., n. sp., wird im Hinblick auf Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie beschrieben und mit anderen Subgenera von *Cyrtosymbole* verglichen. Die postlarvale Ontogenie gibt Hinweise auf nahe Beziehungen zu *C. (Waribole)*. Die sowohl ontogenetisch als auch durch Variabilität zu erklärenden morphologischen Schwankungen innerhalb des Materials von *C. (B.) belgica* sind groß und überschreiten den gewöhnlichen Art-Rahmen. Einige Pygidien, die sich dem Allgemeinbild von *C. (B.) belgica* nicht einfügen, werden als *C. (B.)* sp. M abgetrennt; ihre Stellung wird erörtert.

Inhalt.

Vorwort 209
Methodik der Trilobiten-Untersuchung 210
Formel-Zusammenstellung 212
Familie Proetidae SALTER 1864 213
Unterfamilie Cyrtosymbolinae HUPÉ 1953 213
Cyrtosymbole (Belgibole) n. sg. 213
1. Morphologie 213
Cyrtosymbole (Belgibole) belgica n. sg., n. sp. 213
Cyrtosymbole (Belgibole) sp. M 222
2. Variabilität 222
3. Postlarvale Ontogenie 236
4. Beziehungen zu anderen Subgenera von *Cyrtosymbole* 241
Schriften 249

Vorwort.

In den Sommern 1956 und 1957 unternahm Prof. Dr. W. G. KÜHNE (Geologisch-Paläontologisches Institut der Freien Universität Berlin) eine Begehung weiter Teile des belgischen Kohlenkalkes. Zweck dieser Reise war, in den Kalken Karstspalten mit mesozoischen Säugerresten zu finden. Aus diesem Grunde wurden Spalten und Klüfte besonders sorgfältig untersucht. Es verliefen diese Unternehmungen im Hinblick

auf ihr Hauptziel negativ; jedoch erbrachte die genaue Durchmusterung der Kalkpartien an mehreren Stellen ± reiche Wirbellosen-Faunen des Unterkarbons, die auch Trilobiten enthielten. Beso. ders ein Aufschluß bei Modave in E-Belgien zeigte einen großen Trilobiten-Reichtum. Aus diesem Grunde wurden mehrere große Brocken des bröckligen, weichen Gesteins unzerkleinert verpackt und nach Berlin gebracht. Hier wurde in der folgenden Zeit die Aufarbeitung des Gesteins durchgeführt und der Trilobiten-Inhalt quantitativ erfaßt. Dank der Weichheit des ausgelaugten Kluftgesteins machte die Präparation der Fossilien keine besonderen Schwierigkeiten, und so ließen sich nach und nach rund 400 Panzer-Reste — alle in isoliertem Zustand — gewinnen. 1959 wurde dem Verfasser dieses Material zur Bearbeitung anvertraut.

Schon bald konnte festgestellt werden, daß die relativ artenarme, aber individuenreiche Fauna interessante Möglichkeiten im Hinblick auf die Erfassung der Variations-Breite und der postlarvalen Ontogenie bietet. 1960 wurde der Fundort zwecks Klärung der geologischen und allgemein-paläontologischen Verhältnisse vom Verfasser besucht, und noch einmal konnten 150 Trilobiten-Reste am Aufschluß gesammelt werden, von denen allerdings ein Teil nur zum Mengenvergleich brauchbar ist.

Alle zur weiteren Bearbeitung benutzbaren Panzer-Teile beider Kollektionen wurden einzeln in Plastik-Kästchen verpackt und numeriert, um jederzeit das Auffinden jedes Stückes zu gewährleisten. Sodann wurde das Material in systematischer und ontogenetischer Hinsicht bearbeitet.

Das Ergebnis ist die vorliegende Arbeit. In ihr wird das Trilobiten-Material von Modave — sowie zusätzlich ein zweites Vorkommen von Antoing in W-Belgien — als eine neue, altersmäßig in die untere *Pericyclus*-Stufe einzuordnende Fauna dargestellt. Sie schließt damit an die 1958 von R. Goldring beschriebene Fauna der *Gattendorfia*-Stufe an, in der gleichfalls belgisches Material mitbearbeitet ist. Als stratigraphische Grundlage wurde die Gliederung des Kohlenkalkes mit Hilfe von Goniatiten durch D. Delépine (1940) verwendet, erweitert durch die Trilobiten-Parachronologie Rud. & E. Richter's (1951). Als Gerüst für die zoologisch-systematische Bearbeitung diente der Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1 (1959).

In der Art der Beschreibungen wird weitgehend den Vorschlägen Rud. Richter's gefolgt; die (bedauerlicherweise immer noch nicht international festgelegte) Bezeichnung der Panzer-Teile der Trilobiten ist gleichfalls nach Rud. Richter und R. Goldring vorgenommen worden.

Für die Themenstellung und das Material bin ich Herrn Prof. Dr. Max Richter und Herrn Prof. Dr. W. G. Kühne zu herzlichem Dank verpflichtet. Darüber hinaus gebührt mein besonderer Dank Herrn Prof. Dr. W. G. Kühne für seine praktische Hilfe bei der Präparation des Materials sowie für die vielen Ratschläge und Hinweise, die er mir in zahlreichen Gesprächen zum speziellen Thema und zu allgemein-paläontologischen Fragen vermittelte.

Belegmaterial: Die Typen sowie die abgebildeten und im Text hervorgehobenen Stücke werden im Forschungs-Institut Senckenberg (SMF), Frankfurt am Main, unter der jeweils angegebenen Katalog-Nummer aufbewahrt.

Methodik der Trilobiten-Untersuchung.

Im folgenden soll bei der systematischen Beschreibung des Materials versucht werden, nicht nur die morphologischen Kennzeichen einer Art an Hand des Typus-Exemplares zu geben, sondern ihren morphologischen Spielraum so weit wie möglich darzustellen. Es wird deshalb angestrebt, sowohl die Variations-Breite als auch die postlarvale Ontogenie der Arten zu erfassen und die dabei auftretenden Veränderungen bei der systematischen Zuordnung zu berücksichtigen. Der Verfasser hofft, auf diese Weise eine unnötige systematische Aufspal-

tung des Materials zu vermeiden und Zusammengehöriges auch zusammen zu belassen. Das relativ zahlreiche Material von *C. (Belgibole), Brachymetopus, Cummingella* und *Piltonia* (unter Berücksichtigung der Fauna von Antoing) erlaubt ein derartiges Vorgehen, und die Ergebnisse zeigen, daß sowohl die Variations-Breite adulter Exemplare als auch die im Verlauf der postlarvalen Ontogenie eintretenden Veränderungen recht erheblich sein können, — so erheblich, daß bei Fehlen der verbindenden Zwischenformen z. B. *C. (Belgibole)* ohne weiteres in mehrere „Arten" aufgespalten werden könnte. Erschwert wird dadurch allerdings die Einordnung des neuen Materials in den Kreis der schon bekannten Arten, da von diesen zumeist nur die Typen beschrieben sind und weitere Angaben oft fehlen. So passiert es dann, daß (z. B. bei *Brachymetopus*) juvenile und adulte Exemplare nicht nur Beziehungen zu verschiedenen „Arten", sondern sogar zu verschiedenen „Subgenera" erkennen lassen und daß die Einordnung der neuen Art in zwei Untergattungen möglich ist, je nachdem, ob der Typus aus den kleinen oder den großen Exemplaren ausgewählt wird. Hier tritt die *Problematik einer zu weit getriebenen, oft nur auf ein Typus-Exemplar begründeten Systematik* zu Tage.

Zur Erfassung der Variations-Breite und zur Darstellung der postlarvalen Ontogenie wurden die vorhandenen Exemplare so weit wie möglich gemessen und variations-statistische Untersuchungsmethoden zur Hilfe genommen. Die Angabe von Mittelwerten, Zentralwerten und der zugehörigen Streuungen allein erscheint wenig zweckmäßig, wenn es sich — wie im vorliegenden Falle — nicht um eine Untersuchung annähernd gleich großer Exemplare handelt, sondern vor allem um eine ontogenetische Reihe, deren durchschnittliche Größen sich kontinuierlich ändern. Es wurde deshalb eine korrelations-analytische Methode gewählt, die jeweils für ein Merkmalspaar sowohl die ontogenetischen Veränderungen (durch das Verhalten der Regressions-Geraden) als auch die Variations-Breite (durch die Streuung der Regressions-Geraden) zum Ausdruck bringt. Da es z. B. am Cranidium eines Trilobiten viele meßbare Merkmale gibt, sind sehr viele verschiedene Merkmals-Kombinationen gegeben, und eine große Reihe verschiedener Korrelations-Analysen läßt sich durchführen (Shaw 1957). Berechnung aller dieser Kombinationen ist hier nicht möglich; vielmehr werden jeweils nur wenige charakteristische Merkmalspaare herausgegriffen, um zu zeigen, daß sich tatsächlich alle als zusammengehörig betrachteten Individuen ± eng um eine Regressions-Gerade scharen, ihre Verbundenheit also auch graphisch zu erkennen ist und die Extremformen durch ein Kontinuum miteinander verbunden sind. Für eine einigermaßen sichere Darstellung dieser Verhältnisse in Zahlen ist eine Mindestzahl von 50 Exemplaren je Untersuchung erforderlich. Diese läßt sich trotz des für Karbon-Trilobiten relativ großen und gut erhaltenen Materials zumeist nicht erreichen, weil wegen Beschädigung oder Verzerrung nicht jedes Stück zur Messung geeignet ist. Wenn also auch die zahlenmäßigen Ergebnisse zum Teil mit kleineren oder größeren Fehlern behaftet sind[1]), so bleibt doch stets die kontinuierliche Verbundenheit erkennbar, und das ist das

[1]) Fehlerquellen ergeben sich dadurch, daß sich eine genau gleiche Lage der Objekte nicht immer erzielen läßt, daß ± starke Krümmungen am Panzer auftreten, die zu Verzerrungen bei der Messung führen, daß einige Meßpunkte (z. B. an der Facial-Sutur) nicht immer eindeutig festgelegt werden können und daß diagenetische und tektonische Einwirkungen nicht zu eliminierende Veränderungen am Material verursachen.

biologisch wichtigste und für die Zusammenfassung zu einem Formenkreis bedeutendste Ergebnis.

Im einzelnen wurden folgende statistische Untersuchungen durchgeführt:

1. Berechnung der Regressions-Geraden $y = bx + a$, welche die Richtung der ontogenetischen Veränderung zwischen den beiden gekoppelten Merkmalen x und y zum Ausdruck bringt.
2. Berechnung des Korrelations-Koeffizienten r, der den Grad der Verbundenheit zwischen den beiden untersuchten Merkmalen angibt; bei $r = +1$ besteht absolute positive, bei $r = -1$ absolute negative Korrelation; bei $r = 0$ liegt keine Korrelation vor.
3. Ermittlung der Streuung der Regressions-Geraden (S), durch welche die Variations-Breite des Formenkreises für das gekoppelte Merkmalspaar zum Ausdruck gebracht wird.

Auf die Berechnung weiterer statistischer Maßzahlen (siehe SHAW 1956, 1957, 1959) wurde verzichtet, da diese für die Verdeutlichung der hier dargestellten ontogenetischen Zusammenhänge nicht benötigt werden. Die Durchführung der Berechnungen erfolgte nach dem „Grundriß der biologischen Statistik" von E. WEBER (1957: 287-306), in dem die benutzten Formeln und ihre Symbole erläutert werden.

Formel-Zusammenstellung.

I. Der Mittelwert (= arithmetisches Mittel), $= \bar{x} \pm \sigma_{\bar{x}}$
(E. WEBER 1957: 38-45, 163-167):

$$\bar{x} = (x_0 + b) \pm \frac{s_x}{\sqrt{N}}$$

II. Die Streuung (= mittlere quadratische Abweichung), $= s_x \pm \sigma_s$
(E. WEBER 1957: 60-66, 183-185):

$$s_x = d \cdot \sqrt{\frac{\Sigma Z_i \left(\frac{x_i - x_0}{d}\right)^2}{N-1} - \frac{N}{N-1} b'^2} \pm \frac{s_x}{\sqrt{2N}}$$

III. Der Korrelations-Koeffizient, $= r$
(E. WEBER 1957: 291-295):

$$r = \frac{\Sigma Z_i (x_i - x_0)(y_i - y_0) - N (x_0 - \bar{x})(y_0 - \bar{y})}{(N-1)\, s_x\, s_y}$$

IV. Die Regressions-Gerade; $= Y$
(E. WEBER 1957: 287-302):

$$Y = b_y x - b_y \bar{x} + \bar{y}$$

V. Die Streuung um die Regressions-Gerade, $= S$
(E. WEBER 1957: 302-304):

$$S = \sqrt{\frac{1}{N-2}\left(\Sigma Z_i (y_i - \bar{y})^2 - \frac{[\Sigma Z_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})]^2}{\Sigma Z_i (x_i - \bar{x})^2}\right)}$$

Familie Proetidae Salter 1864.

Unterfamilie Cyrtosymbolinae Hupé 1953.

Cyrtosymbole Rud. Richter 1913.

Typus-Art: *Dechenella escoti* Koenen 1886.

Cyrtosymbole (Belgibole) n. sg.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus den ersten Silben des Namens des Subgenerotypus *belgica* und den letzten Silben des Gattungsnamens *Cyrtosymbole* [nach den Beispielen *Calybole* und *Waribole*].

Subgenerotypus: *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sp.

Arten: Die Typus-Art *C. (B.) belgica* und die als *C. (B.)* sp. M bezeichneten Pygidien (siehe S. 222).

Diagnose. — Cephalon: Glabella subzylindrisch, hoch, steil vom Präglabellar-Raum ansteigend. Occipital-Ring seitlich verschmälert, in deutlichem Winkel hinter den stark ausgeprägten Präoccipital-Loben zurückbiegend. Augen-Deckel lang, schmal, gerundet, γ und ε weit auseinandergerückt; ε hinter der ersten Glabellar-Furche (S 1, 1 p), jedoch deutlich vor der Occipital-Furche gelegen. Vorder-Ast der Facial-Sutur schwach divergierend; Hinter-Ast gerade, mäßig lang, annähernd parallel zur Rücken-Furche verlaufend, bei ξ mit scharfem Knick in den Hinter-Saum umbiegend. Vorder-Rand steil ansteigend. Auge groß, nicht reduziert. — Pygidium: Rhachis kurz und hoch, 6-9 Rhachis-Ringe und eine Rhachis-Leiste (postaxial ridge). Rhachis-Ende steil abbrechend, den Rand-Saum nicht erreichend. Pleuren mit 5-8 Rippen. Vorder-Äste der Rippen breit und hoch, Hinter-Äste schmal und niedrig. Rand-Saum vorhanden, mäßig breit, vom Pleural-Feld nicht abgesetzt. — Skulptur: Cranidium, Freiwangen, Thoracal-Segmente und Pygidium gekörnelt. — Umschlag: Umschläge am Cephalon und Pygidium schmal, terrassiert; am Cephalon vom ptychopariiden Typ.

1. Morphologie.

Die Beschreibung der Panzer-Teile von *Cyrtosymbole (Belgibole)* und der in den später veröffentlichten Beiträgen behandelten Arten erfolgt auf Grund von typischen, jeweils mit ihren Katalog-Nummern genannten Exemplaren.

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica n. sg., n. sp.

Taf. 37 Fig. 1-6, Taf. 38 Fig. 7-11; Abb. 1-22, 24-26, 27 z. T., 28-29, 35.

Derivatio nominis: Nach der Herkunft der Art aus Belgien.

Holotypus: Cranidium SMF 16905; Taf. 37 Fig. 1; Abb. 7, 10.

Stratum typicum: Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe, Kohlenkalk, hellgraue Mergelkalke.

Locus typicus: Modave bei Huy, E-Belgien.

Paratypoide: 97 Cranidien, 42 Freiwangen, 26 Hypostomata, 4 Thoracal-Segmente, 74 Pygidien[2]) (SMF 16897, 16899-16904, 16906-16928; die übrigen Stücke: Geol.-Paläontol. Inst. Freie Univ. Berlin).

[2]) Die Zusammengehörigkeit der Panzer-Teile geht hervor aus der Kleinheit der Reste (alle übrigen in der Fauna vertretenen Genera sind bedeutend größer), aus dem Mengen-Anteil in der Fauna sowie aus der gleichartigen Körnelung der Panzer-Teile.

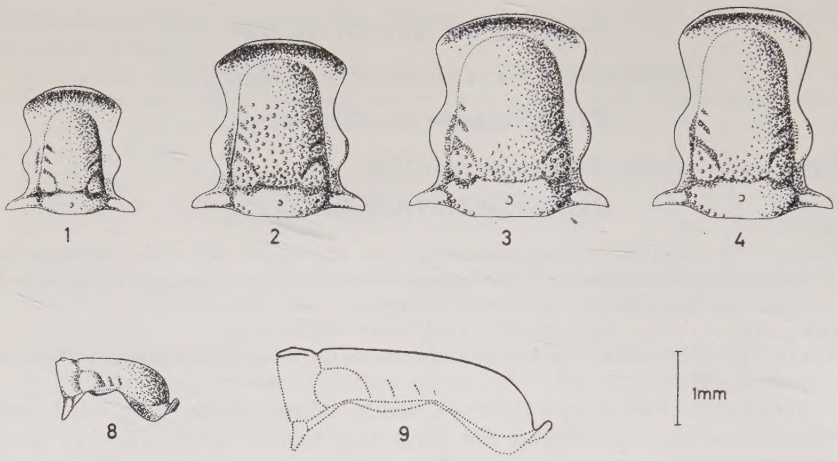


Abb. 1-10. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Der Maßstab gilt für alle Abbildungen.

1-7. Ontogenetische Reihe der Cranidien. — 1: Sehr kleines Cranidium (nach SMF 16899; siehe Taf. 37 Fig. 2). — 2: Kleines Cranidium (nach SMF 16897_{a1}). — 3-5: Variabilität der Längen/Breiten-Verhältnisse bei mittelgroßen Cranidien. 3 = breite Varietät (nach SMF 16903_1; siehe Taf. 37 Fig. 3). 4 = schmale Varietät (nach SMF 16902; siehe Taf. 37 Fig. 4). 5 = mittlere Varietät (nach SMF 16901). — 6: Großes Cranidium (nach SMF 16904). — 7: Sehr großes Cranidium (nach dem Holotypus, SMF 16905; siehe Taf. 37 Fig. 1a).

8-10. Cranidien in Seiten-, Stirn- und Hinter-Ansicht. — 8: Kleines Cranidium, Seiten-Ansicht (nach SMF 16899). — 9: Großes Cranidium, Median-Schnitt mit Umschlag (nach SMF 16909). — 10: Großes Cranidium (nach dem Holotypus, SMF 16905). a) Seiten-Ansicht (siehe Taf. 37 Fig. 1c). b) Stirn-Ansicht. c) Hinter-Ansicht.

Diagnose. — Cephalon: Glabella mit 3-4 Paar Glabellar-Furchen, Occipital-Ring mit Nacken-Knötchen; im übrigen mit den Merkmalen der Untergattung. — Pygidium: Rhachis mit 7 Ringen, Pleuren mit 5-6 Rippen.

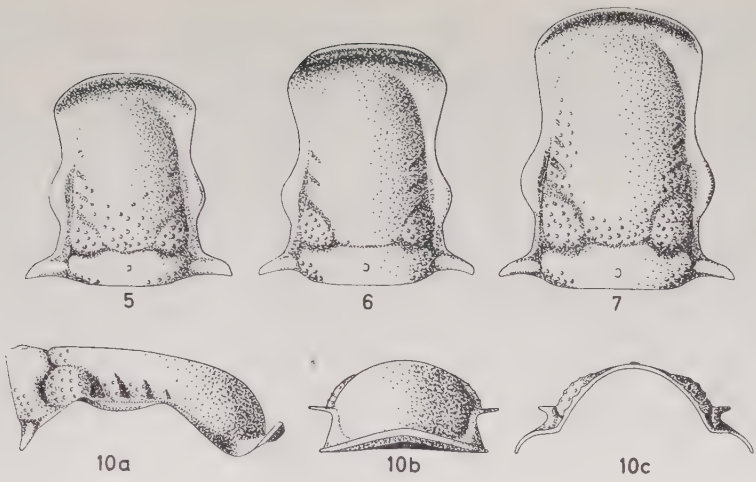
Beschreibung.

Cephalon.

Cranidium (Holotypus SMF 16905).

Maße: Cranidium-Länge = 3·9 mm; Glabella-Länge = 2·9 mm; Länge des Occipital-Ringes = 0·6 mm; Länge des Augen-Deckels (γ—ε) = 1·5 mm; Länge β—δ = 1·7 mm; Länge δ—ω = 1·3 mm; Breite β—β = 2·3 mm; Breite δ—δ = 2·7 mm; Glabella-Breite (vor dem Occipital-Ring) = 2·0 mm; Breite des Augen-Deckels = 0·3 mm; Höhe (im Bereich des Augen-Deckels) = 0·8 mm.

Seiten-Ansicht (Taf. 37 Fig. 1c; Abb. 10a): Glabella vorn steil gewölbt, nach hinten rasch umbiegend; in der Region der Glabellar-Furchen kaum noch ansteigend. Präglabellar-Furche scharf und tief eingeschnitten. Occipital-Ring



vom Nacken-Knötchen aus schwach nach vorn und hinten abfallend; Occipital-Furche V-artig eingeschnitten. γ und ε wenig höher als der Vorder-Rand gelegen. Steiler Abfall der Facial-Sutur von ε zum Hinter-Saum. Präoccipital-Lobus (L 1, 1 p) $^2/_3$ der Glabella-Höhe einnehmend. — Stirn-Ansicht (Abb. 10b): Glabella einen mäßig hohen, ovalen Bogen bildend; Dorsal-Furche scharf eingeschnitten. Präglabellar-Furche durch den Vorder-Saum verdeckt. Vorder-Saum von links und rechts schwach zur Median-Linie ansteigend, in der Mitte etwas gewinkelt; mit zwei sichtbaren Stufen-Rändern. Augen-Deckel schwach nach außen emporgewölbt. Präoccipital-Loben (L 1, 1 p) seitlich hinter der Glabella hervortretend. — Hinter-Ansicht (Abb. 10c): Occipital-Ring hoch, halbkreis-förmig gebogen; Hinter-Saum beiderseits abwärts gebogen. Präoccipital-Loben (L 1, 1 p), Augen-Deckel und Hinter-Abschnitt der Festwangen beiderseits des Occipital-Ringes hervortretend. Nacken-Knötchen und Körnelung der Schale deutlich. Panzer-Dicke des Occipital-Ringes etwa 0·125 mm. — Dorsal-Ansicht (Taf. 37 Fig. 1a; Abb. 7): Vorder-Rand stark gekrümmt, fast halbkreis-förmig gebogen; bei β ohne deutliche Kanten-Bildung umbiegend. Vorder-Saum stark aufgewulstet, mit einer deutlichen Stufen-Leiste; α schwach markiert. Präglabellar-Raum schmal, vom Vorder-Saum her schwach gegen die Glabella abfallend, seitlich ohne Knick in die Festwange übergehend. — Vorder-Abschnitt der Glabella zylindrisch, hoch, fast halbkreis-förmig gerundet; Hinter-Abschnitt verbreitert und abgeflacht. Dorsal-Furchen scharf und tief. 4 Paar Glabellar-Furchen, breit und seicht, nur die beiden hinteren Paare (S 1 und S 2 bzw. 1 p und 2 p) deutlich ausgeprägt. Das hintere Paar Glabellar-Furchen (S 1, 1 p) zur Occipital-Furche durchlaufend, Präoccipital-Loben (L 1, 1 p) aus der Glabella herausschneidend. Occipital-Furche schmal, hinter den Präoccipital-Loben in den Occipital-Ring eingreifend. Keine Zweig-Furchen. Nacken-Knötchen stumpf und flach, etwas hinter der Mitte des Ringes gelegen. — Festwangen schmal, Augen-Deckel gewölbt. Vorder-Abschnitt der Facial-Sutur schwach divergierend; β innerhalb der Längs-Projektion von δ, gerundet. Augen-Deckel lang und schmal, etwas hinter der Mitte gelegen. Vorder-Abschnitt, Augen-

Abschnitt und Hinter-Abschnitt der Naht (mit Hinter-Saum) von ungefähr gleicher Länge. γ nur undeutlich, ε als schwacher Knick markiert. Augen-Deckel im vorderen Teil (γ — δ) weniger stark gebogen als im hinteren Teil (δ — ε). ε näher an der Dorsal-Furche als γ. Facial-Sutur hinter ε zunächst schwach divergierend nach hinten verlaufend, bei ξ dann scharf nach außen in den Hinter-Saum umbiegend. Hintersaum-Furche deutlich, seicht, erst hinter der Occipital-Furche entspringend, von der Dorsal-Furche in schwachem Bogen nach außen laufend. Hinter-Saum schmal, sporn-artig, etwas rückwärts gekrümmt, gepolstert. — Oberfläche der Glabella und des Occipital-Ringes ungleichmäßig gekörnelt; Vorder-Teil der Glabella und Mittel-Region des Occipital-Ringes ± glatt; Zunahme der Körnelung auf dem Hinter-Abschnitt der Glabella; starke Körnelung auf den Präoccipital-Loben (L 1, 1 p), entlang des Hinter-Randes der Glabella und seitlich am Hinter-Rand des Occipital-Ringes, von dort zur Dorsal-Furche herunter ziehend. Vorder-Rand, Präglabellar-Raum, Festwangen und Augen-Deckel glatt. — Umschlag (medianer Längs-Schnitt durch das Cranidium SMF 16909, im Bereich des Occipital-Ringes abgedecktes, den Abdruck des Umschlages zeigendes Cranidium SMF 16908; Abb. 9, 14b): Präglabellarer Anteil des Umschlages sehr schmal, nur halb so breit wie der Präglabellar-Raum. Wahrscheinlich mit Rostral-Platte zwischen Umschlag und Hypostom (wie bei anderen Proetacea); Rostral-Platte jedoch nicht gefunden. Occipitaler Anteil des Umschlages auf den Bereich des Occipital-Ringes beschränkt, dort in der Median-Ebene seine größte Tiefe erreichend (²/₃ der Länge des Occipital-Ringes); zunehmende Verschmälerung von dort nach den Seiten, beiderseits an den Dorsal-Furchen ausklingend. Ohne Terrassen-Linien; bei einem zweiten Exemplar jedoch mit einer ganz feinen, parallel zur Occipital-Furche verlaufenden Striemung bedeckt, die dem Rand des Umschlages nicht folgt und bei keinem anderen Stück beobachtet werden konnte.

Freiwange (SMF 16911).

Maße: Länge = 3·8 mm; Breite = 1·4 mm.

Dorsal-Ansicht (Taf. 37 Fig. 5; Abb. 11): Dorsal-Seite mit hohem, gewulstetem Außen-Saum, mit 1-2 Terrassen-Linien besetzt; Terrassen-Linien in der Höhe der Hintersaum-Furche ausklingend, sich nach vorn auf den Rand des Cranidiums fortsetzend. Außen-Saum innen durch eine vorn steil und hinten sanfter gegen die Außensaum-Furche abfallende Böschung begrenzt. Wangen-Feld doppelt so lang wie breit, vom Außen-Saum nur wenig zum Auge hin ansteigend, undeutlich von der Außensaum-Furche abgesetzt. Wangen-Feld hinten durch die Hintersaum-Furche scharf abgegrenzt, innen durch die dem Augen-Rand parallel verlaufende Augen-Furche deutlich abgegrenzt; vorn ohne Furchen-Bildung durch die Facial-Sutur zwischen β und γ abgeschnitten. Der Innen-Teil des Wangen-Feldes in seiner ganzen Länge wie die Glabella gekörnelt, der Außen-Teil glatt. — Begrenzung des Auges scharf, durch die Augen-Furche gegeben. Umriß des Auges bohnen-förmig. Ocellen nur wenig über die umgebende Wangen-Fläche erhöht; hinterer Augen-Abfall schroffer als vorderer. Linsen-Feld mit 150-200 Ocellen (bei einer Freiwange mittlerer Größe), in sich durchkreuzenden Schräg-Zeilen angeordnet; Anzahl der Schräg-Zeilen etwa 20, jede mit 10-12 Ocellen (ausgenommen die vordersten und hintersten Schräg-Zeilen mit nur 2-3 Ocellen). Ocellen undeutlich

hexagonal bis gerundet; randständige Ocellen zum Teil etwas kleiner als die übrigen. — Innen-Begrenzung der Freiwange dem Verlauf der Facial-Sutur folgend. Größte Breite bei γ und ε. Innen-Rand vor γ stark nach außen zurückbiegend, bei β den Außen-Rand erreichend. Vorderster Abschnitt der Freiwange ($\beta - \alpha$) durch den Außen-Saum allein gebildet. Innen-Rand hinter ε erst allmählich, dann stärker nach außen biegend; ω als Knick markiert. Fortsetzung hinter ω in einen kurzen, sich schnell zur Spitze verjüngenden Wangen-Stachel. Wangen-Stachel zum größten Teil vom Außen-Saum gebildet; außerdem mit einem schmalen, von der Außensaum-Furche bis fast zur Spitze reichenden Teil des Hinter-Saumes. — Freiwange 2·5 × so lang wie breit, durch die Fortsetzung des Rand-Saumes zwischen β und α und durch den Wangen-Stachel lang und schlank wirkend. Maß-Verhältnisse des Auges: 25% der Länge und 20-25% der Breite der Freiwange. — Ventral-Ansicht (SMF 16913; Abb. 12): Umschlag schmal, bei α schräg gegen das Cranidium abgeschnitten, hinten bis zur Stachel-Spitze durchlaufend; größte Breite im Bereich des Hinter-Randes (= Breite der Stachel-Basis), mit 4-6 Terrassen-Linien besetzt; äußere Terrassen-Linien über die gesamte Umschlag-Länge verlaufend, innere gegen den Innen-Rand des Umschlags stoßend und dort endend. Wangen- und Augen-Feld mit wulst-artig vorspringender Augen- und Hintersaum-Furche, beide unterhalb des Auges ineinander umbiegend. Ocellen teilweise durchgepaust, Skulptur nicht durchgedrückt. — Die Zusammengehörigkeit der Freiwangen mit den Cranidien von *C. (Belgibole) belgica* ist erwiesen durch Exemplar SMF 16907_{a-b}, bei dem sich eine Wange noch im ursprünglichen Zusammenhang mit dem Cranidium befindet, und durch Exemplar SMF 16909, bei dem die Freiwangen zwar losgelöst sind, aber noch in ihrer normalen Lage links und rechts neben dem Cranidium liegen (Taf. 38 Fig. 8).

Hypostom (SMF 16914, 16915, 16916).

Maße (SMF 16914): Länge = 2·6 mm; Breite im Bereich der Flügel = 1·6 mm; Breite im Bereich der Maculae = 1·3 mm.

Ventral-Ansicht (Taf. 37 Fig. 6a; Abb. 13a): Umriß länglich-oval. Hypostom-Körper breit, vorn hals-artig verschmälert, mit kantiger Seiten-Begrenzung, am Stirn-Rand wieder etwas verbreitert. Größte Breite des Hypostom-Körpers vor der Mitte, sich dahinter wieder rundlich-oval verschmälernd. Am Beginn des letzten Viertels jederseits eine Körper-Furche nach hinten innen in den Hypostom-Körper einspringend, sich gegen das Zentrum verflachend, aber undeutlich über den ganzen Hypostom-Körper ziehend und einen hinteren Lobus aus diesem heraustrennend. Hinterer Lobus flach, gerundet, vorn in der Nähe der Körper-Furche jederseits mit einer Macula (kenntlich als sanfte Eindellung der Schale); keine Strukturen auf den Maculae beobachtbar. Hypostom-Körper (mit Ausnahme des hinteren Lobus) mit bilateral angeordneten Längs-Leisten überzogen; Längs-Leisten im Hals-Abschnitt eng gebündelt, weiter hinten im Bereich der Verbreiterung des Hypostom-Körpers auseinander rückend, laterale Längs-Leisten bis zur Körper-Furche laufend, mediane Längs-Leisten weiter vorn endend. — Hypostom-Körper allseitig von einem Saum umgeben, mit ± scharfer Furche (Saum-Furche) zwischen Körper und Saum. Stirn-Saum sehr schmal, Furche dort kaum ausgebildet. Stirn-Saum sich jederseits in einen verbreiterten Flügel fortsetzend; Flügel kurz, dreieckig, vertikal gestellt, jedoch

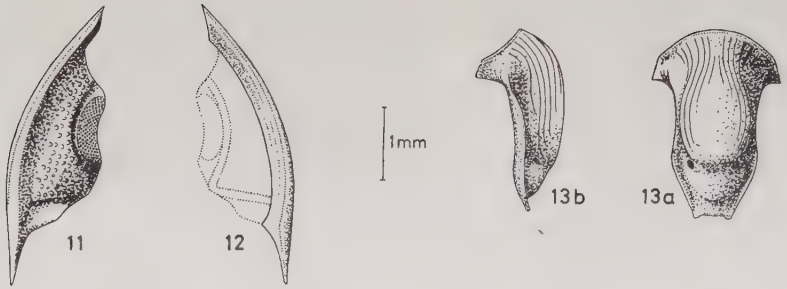


Abb. 11-13. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.

11-12. Freiwangen. — 11: Dorsal-Ansicht (nach SMF 16910; vgl. Taf. 37 Fig. 5). — 12: Ventral-Ansicht (nach SMF 16913).

13. Hypostom (nach SMF 16914, 16915, 16916). a) Ventral-Ansicht (siehe Taf. 37 Fig. 6a). b) Seiten-Ansicht (siehe Taf. 37 Fig. 6b).

meist horizontal verbogen, gegen den Körper nicht deutlich abgesetzt. Rand-Saum hinter den Flügeln breit, horizontal, den gesamten mittleren und hinteren Teil des Hypostoms umlaufend. Saum-Furche in diesem Bereich scharf. Körper-Furchen von den Saum-Furchen ausgehend. Verbreiterung des Saumes auf der Höhe der Maculae, dort einen wulstigen Rand bildend. An der hinteren Umbiegung des Rand-Saumes jederseits ein kleiner, kantiger Vorsprung. — Seiten-Ansicht (Taf. 37 Fig. 6b; Abb. 13b): Wölbung des Hypostom-Körpers vom Stirn-Rand her kräftig, seine größte Höhe etwas hinter den Flügeln erreichend und dann schwach nach hinten abfallend. Körper-Furche als schwache Eindellung bemerkbar. Hinterer Lobus niedriger als der übrige Hypostom-Körper. Saum stark vom Stirn-Rand zu den Flügeln abfallend; Flügel stumpf dreieckig, vertikal gestellt. Rand-Saum hinter den Flügeln annähernd waagerecht bis hinten verlaufend. Maculae und Längs-Skulptur des Hypostom-Körpers deutlich. Auch Rand-Saum außen mit mehreren Terrassen-Linien bedeckt; Terrassen-Linien im hinteren Abschnitt des Rand-Saumes dicht geschart, auf den Flügeln delta-artig verbreitert und ausklingend. — Der Zusammenhang der hier beschriebenen Hypostomata mit dem übrigen Kopf-Panzer von *Belgibole* ist äußerst wahrscheinlich. In ihrer geringen Größe passen diese Hypostomata zu keiner anderen Art der Fauna, und auch durch ihre Häufigkeit und durch ihr Auftreten in den Lagen mit dem Fund-Maximum der übrigen *C. (Belgibole)*-Reste wird dieser Zusammenhang unterstrichen.

Rekonstruktion des Cephalons.

Dorsal-Seite (Abb. 14a): Cephalon im Umriß gerundet, nur wenig breiter als lang. Freiwange nicht ganz so breit wie das Cranidium; Wangen-Stacheln kurz, wenig hervortretend. Cephalon von einem erhöhten Außen-Saum umgeben, der sich über die Freiwangen und den Vorder-Rand des Cranidiums erstreckt. Stärkste Wölbung des Cephalons im Vorder-Abschnitt der Glabella.

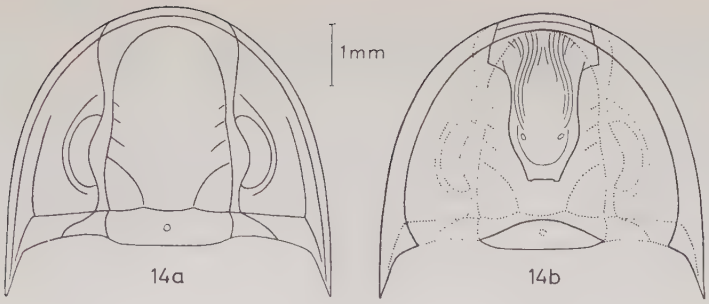


Abb. 14. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Wiederherstellung des Cephalons. a) Dorsal-Ansicht. b) Ventral-Ansicht.

Anstieg der Wangen gegen die Augen gering, Augen nur wenig über die Freiwangen erhoben. Gesamt-Aussehen des Cephalons durchaus dem Bild der Gattung *Cyrtosymbole* entsprechend. — Ventral-Seite (Abb. 14b): Der Bau der Ventral-Seite kann aus der Struktur des Umschlags der Freiwangen und des Cranidiums sowie aus der Form des Hypostoms ermittelt werden. Präglabellarer Umschlag des Cranidiums nur halb so breit wie der Umschlag der Freiwangen; Vorhandensein einer Rostral-Platte somit wahrscheinlich (aber nicht belegt). Gestalt derselben aus der Begrenzung des Umschlags und aus dem Vorder-Rand des Hypostoms erschließbar. Größe des Hypostoms im Verhältnis zum Cranidium nur annähernd ermittelbar, weil alle Teile isoliert vorliegen. Eine Berechnung der Durchschnitts-Länge der Cranidia (ohne Berücksichtigung der kleinsten Exemplare, weil keine entsprechend kleinen Hypostomata vorliegen) im Verhältnis zu derjenigen der Hypostomata ergibt einen Wert von 3:2 (Durchschnitts-Länge der Cranidia bei 3 mm, Durchschnitts-Länge der Hypostomata bei 2 mm), und im entsprechenden Verhältnis ist die Größe des Hypostoms in Abb. 14b wiedergegeben. Occipitaler Umschlag des Cranidiums mit dem Umschlag der Freiwange nicht in Berührung tretend, auf den Bereich des Occipital-Ringes beschränkt. — Im Gesamt-Aussehen entspricht die Ventral-Seite von *Belgibole* dem ptychopariiden Typ (Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O: 64, Fig. E; 1959), dem die Proetidae allgemein angehören. Die Isolierung sämtlicher Einzel-Teile des Cephalons zeigt, daß alle Suturen in Funktion waren und Verwachsungen zwischen ihnen nicht auftraten.

Thoracal-Segmente.

Maße (SMF 16917): Länge in der Mittel-Ebene = 0·6 mm; Breite des Achsial-Ringes = 1·5 mm; Breite einer Pleure = 1·1 mm.

Das vorliegende Material enthält nur wenige isolierte, beschädigte Thoracal-Segmente. Abb. 15 wurde nach 2 Exemplaren (SMF 16917, 16918_2) rekonstruiert. Die Zugehörigkeit dieser Segmente zu *C. (Belgibole)* ergibt sich auch in diesem Fall aus der Größe der Teile und aus der Anordnung der Skulptur, die gleichartig wie auf den zugehörigen Pygidien beschaffen ist. — Dorsal-Ansicht (Abb. 15): Achsial-Ring median von vorn her etwas eingeschnürt, am Hinter-Rand mit kleinen Höckern besetzt; Beschaffenheit der Höcker ähnlich wie auf dem Cranidium und Pygidium. Artikulierender Halb-Ring schma-

ler als der Achsial-Ring, sich mäßig stark nach vorn wölbend, vom Achsial-Ring durch eine deutliche Furche getrennt. Pleuren jede für sich etwas schmaler als der Achsial-Ring (Verhältnisse aber wohl stark schwankend, entsprechend den „schmalen" und „breiten" Exemplaren bei den Cranidien und Pygidien). Pleuren nur wenig oder gar nicht nach außen verbreitert; Pleural-Furche vorhanden, von der Dorsal-Furche ausgehend, über $^2/_3$ der Pleuren-Breite (transv.) verlaufend. Pleural-Furche ebenso wie die gesamte Pleure in der äußeren Hälfte etwas nach hinten unten abgeknickt. Pleural-Furche im äußeren Drittel der Pleure durch die schräg von vorn innen nach hinten außen verlaufende Articulations-Facette für den extern-ventralen Anteil der vorderen Pleure abgeschnitten. Fulcral-Vorsprung am Vorder-Rand der Pleure klein, aber deutlich; eine entsprechende Grube am Hinter-Rand nicht beobachtet. Adaxialer Pleural-Anteil doppelt so lang wie abaxialer; Fulcral-Vorsprung etwa über dem Ende der Pleural-Furche. Hinter-Rand der Pleure und Vorder-Rand der Pleural-Furche mit einer Reihe kleiner Tuberkeln besetzt. Wölbung des Thoracal-Segments ähnlich wie beim Pygidium (Abb. 16). Ventral-Seite der Pleure nicht beobachtbar.

Pygidium (SMF 16923).

Maße: Gesamt-Länge = 2·2 mm; Rhachis-Länge = 1·6 mm; Gesamt-Breite vorn = 2·9 mm; Rhachis-Breite vorn = 1·0 mm; Gesamt-Höhe vorn = 1·3 mm; Rhachis-Höhe vorn = 0·6 mm.

Seiten-Ansicht (Taf. 38 Fig. 11b; Abb. 18b): Rhachis kurz und hoch, letzter Ring steil abbrechend; in halber Höhe hinter ihm eine Rhachis-Leiste einsetzend; Rhachis-Leiste zum Rand-Saum überleitend, aber durch einen deutlichen Knick von diesem abgesetzt. Rhachis-Furchen tief eingeschnitten, schuppen-artiger Anstieg der Rhachis-Ringe von vorn nach hinten. Höhe der Rhachis von vorn nach hinten schnell abnehmend. Vorder- und Hinter-Äste der Pleural-Rippen sehr unterschiedlich ausgebildet: Vorder-Äste hoch, Hinter-Äste tief eingesenkt; Rippen-Furchen sehr deutlich. Rand-Saum vorn schmal, steil gestellt, nach hinten in zunehmendem Maße flacher und breiter werdend. Rhachis und Pleure vorn von ungefähr gleicher Höhe; Skulptur deutlich. — Vorder-Ansicht: (Abb. 16): Rhachis hoch, halbkreis-förmig gewölbt. Innere Hälfte der Pleuren sanft abfallend, äußere Hälfte deutlich abgeknickt und stark nach unten gebogen. Rand-Saum am Vorder-Ende gleich steil abfallend wie der äußere Pleuren-Anteil. — Hinter-Ansicht: Rhachis-Ende breit und hoch, Rhachis-Leiste als ansteigendes Dreieck davor wahrnehmbar. Rhachis aus einer Reihe sich hinter- und übereinander türmender Ringe aufgebaut. Pleuren durch die unterschiedlich hohen Rippen-Äste scharf gegliedert, Abfall zum Rand-Saum nach vorn zunehmend steiler; Rand-Saum nach vorn verschmälert und gleichfalls steiler gestellt. — Dorsal-Ansicht (Taf. 38 Fig. 10, 11a; Abb. 18a, 19, 20): Umriß dreieckig gerundet. Rhachis ungefähr die Breite einer Pleure erreichend, sich nach hinten allmählich verschmälernd und in einem stumpfen, steilen Abbruch vor Erreichen des Rand-Saumes endend. Dorsal-Furchen schmal und deutlich. Rand-Saum mäßig breit. — Rhachis mit 7 Ringen; letzter Ring steil abbrechend. Rhachis-Leiste vom letzten Ring deutlich abgesetzt, ein spitzes Dreieck bildend, mit 1-3 Reihen von Höckerchen besetzt[3]). Rhachis-Ringe jederseits mit einem schwachen, ± verwischten Längs-Eindruck;

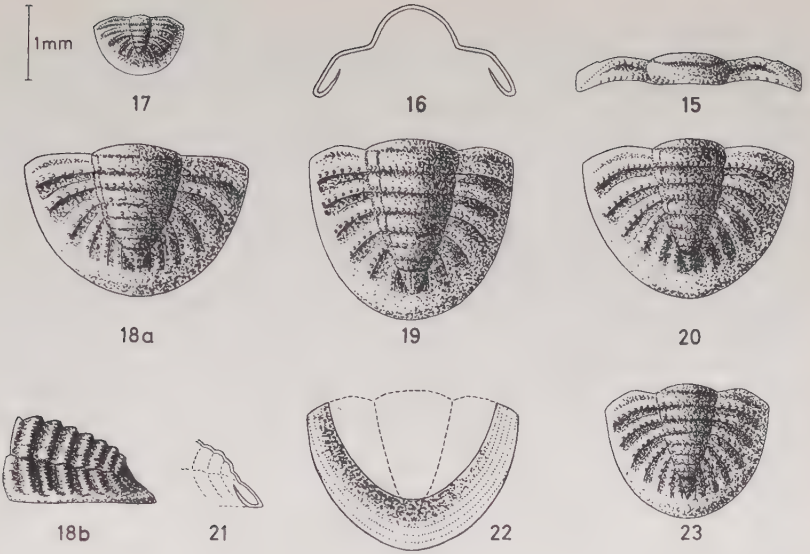


Abb. 15-22. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.
15. Thoracal-Segment (nach SMF 16917 und 16918_2).
16-22. Pygidien. — 16: Querschnitt durch die Vorder-Region (nach SMF 16921, 16922, 16923). — 17: Kleines Pygidium (nach SMF 16919; siehe Taf. 38 Fig. 9). — 18-20: Variabilität der Längen/Breiten-Verhältnisse bei mittelgroßen Pygidien. 18 = breite Varietät (nach SMF 16922) in a) Dorsal-Ansicht (siehe Taf. 38 Fig. 10) und b) Seiten-Ansicht. 19 = schmale Varietät (nach SMF 16921; siehe Taf. 38 Fig. 11a). 20 = mittlere Varietät (nach SMF 16923). — 21: Median-Schnitt mit Umschlag (nach SMF 16925_2, 16926, 16927). — 22: Umschlag, Ventral-Ansicht (nach SMF 16925_2, 16926, 16927).
Abb. 23. *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M_1. — Pygidium (nach SMF 16929; vgl. Taf. 38 Fig. 13).

keine seitlichen Ring-Verengungen beobachtbar. Hintere Ringe schmaler als vordere. Hinter-Rand jedes Ringes mit einer Reihe kleiner Höckerchen; Anzahl der Höckerchen etwa 10 auf den vorderen Ringen, 4-5 auf den letzten Ringen. Hinter jedem Ring eine tiefe Rhachis-Furche; der folgende Ring aus der Rhachis-Furche sanft ansteigend und dadurch den Eindruck schuppen-artig ineinandersteckender Glieder hervorrufend. Gelenkender Halb-Ring nicht ganz die Länge des ersten Segments erreichend. — Jedes Pleural-Feld mit 6 Rippen. Vordere Rippen nur wenig, hintere stark rückwärts gebogen. Vorder-Äste der Rippen von vorn her steil ansteigend, einen stumpfen, grat-artigen Wulst bildend, mit

← [3]) Die Rhachis-Leiste entspricht nach Lage und Größe etwa dem Abschnitt, um den die Rhachis von *C. (Belgibole)* kürzer ist als die Rhachis von *C. (Waribole)*. Sie ist jedoch durch ihre geringere Höhe, durch ihre Längs-Skulptur und durch ihre abgedachte, dreieckige Form so stark von der Rhachis abgesetzt, daß sie nicht als „Rhachis-Ende" angesehen werden kann. Ein Rhachis-Ende im gewöhnlichen Sinne findet man bei einer Reihe von Pygidien als kurzen Fortsatz hinter dem letzten Ring außerdem noch, z. B. bei SMF 16923.

einer Reihe kleiner Höckerchen besetzt. Abbruch der Vorder-Äste zur Rippen-Furche steil und unvermittelt. Rippen-Furche schmal und tief. Hinter-Äste der Rippen tief gelegen, schmaler als die Vorder-Äste, unskulptiert. Zwischen-Rippenfurchen als seichte Kerben wahrnehmbar, kürzer als die Rippen-Furchen, im Gegensatz zu diesen den Rand-Saum nicht erreichend. Zwischen-Rippenfurchen nur im Bereich der vorderen drei Rippen-Paare deutlich ausgeprägt. — Rand-Saum vorn schmal, nach unten abfallend, hinten breit, fast horizontal. Rand-Saum von den Pleuren nicht abgesetzt. Vorder-Äste der Rippen am Rand-Saum endend, Hinter-Äste den Rand-Saum nicht erreichend. Rhachis-Leiste gleichfalls am Rand-Saum endend. Gelenkende Halb-Rippe als schmales Band ausgebildet, wenig nach vorn vorragend. — Umschlag (SMF 16926, SMF 16927, SMF 16925_2; Abb. 22): Umschlag als breites Band ausgebildet, hinten bis unter das Rhachis-Ende vorgreifend, sich nach vorn auf $^1/_3$ der Pleuren-Breite verschmälernd; mit 5-7 Terrassen-Linien besetzt, konvex gegen die Dorsal-Schale hochgebogen, sich dieser stark nähernd. Umschlag innen etwa die halbe Pleuren-Höhe erreichend.

Cyrtosymbole (Belgibole) sp. **M.**

Taf. 38 Fig. 12-13; Abb. 23.

Material: 19 Pygidien (SMF 16929-16932; die übrigen Stücke: Geol.-Paläontol. Inst. Freie Univ. Berlin).

Außer den für *C. (Belgibole) belgica* bezeichnenden Pygidien mit 7 Ringen und (5-) 6 Rippen-Paaren liegen einige Exemplare vor, die durch größere Ring-Anzahl (8-9) und größere Rippen-Anzahl (7-8), durch weniger grobe Ausprägung der Unterschiede zwischen den Vorder- und Hinter-Ästen der Rippen, durch schwächer eingeschnittene Rhachis-Furchen, durch schmalere, spitzer zulaufende Rhachis und durch feinere bis verwischte Skulptur von *belgica* abweichen. Da einerseits bei allen typischen *belgica*-Pygidien die Anzahl der Ringe und Rippen sehr konstant ist (siehe die Abschnitte „Variabilität" und „Postlarvale Ontogenie"), erscheint die direkte Zugehörigkeit der abweichenden Pygidien zu *belgica* ungewiß. Da sich diese „Außenseiter" aber andererseits im Umriß und in den Proportionen ganz dem *belgica*-Material anschließen, dürfte eine artliche Verschiedenheit zweifelhaft sein, zumal sich die Cranidien nicht in zwei Gruppen einteilen lassen. Eine eindeutige Entscheidung läßt sich aus dem zerstreuten Material nicht fällen. Deshalb werden die 19 abweichend gestalteten Pygidien zunächst unter offener Nomenklatur als *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M gesondert behandelt; innerhalb dieses Formenkreises zeichnen sich außerdem zwei morphologische Gruppen ab (sp. M_1 und sp. M_2; siehe S. 233, 236).

2. Variabilität.

Cranidien.

Die hier zu *C. (Belgibole) belgica* gestellten 97 Cranidien lassen nicht nur eine fortschreitende, ontogenetisch bedingte Änderung der Proportionen erkennen. Sie zeigen auch eine beträchtliche Variabilität zwischen Exemplaren von annähernd gleicher Größe, die auf tatsächliche individuelle Schwankungen oder aber auf postmortale Verformungen zurückgeführt werden

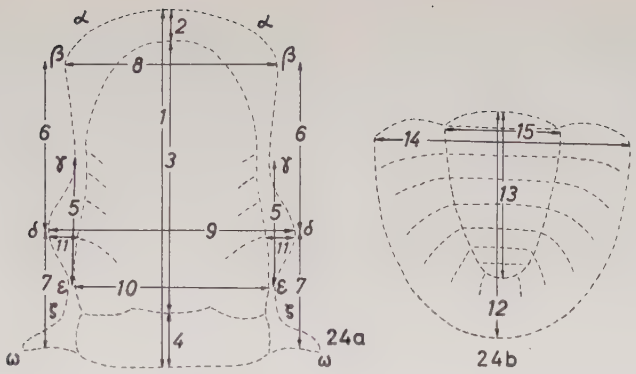


Abb. 24. Schematische Darstellung von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. mit den unten und auf S. 232 erläuterten 15 Meßstrecken. a) Cranidium. b) Pygidium.

muß. Um genauere Angaben über das Ausmaß dieser Schwankungen machen zu können, wurden an jedem Cranidium die in Abb. 24a eingetragenen Strecken mit einem Okular-Mikrometer bei 24facher Vergrößerung gemessen und statistisch ausgewertet. Zu den Messungen ist folgendes zu bemerken:

a) Längen-Messungen.

1. Gesamt-Länge des Cranidiums (54 Exemplare). — Messung ziemlich exakt möglich bei gerader Lage des Zentrums der Glabella.
2. Länge des Präglabellar-Raumes (einschließlich des Vorder-Randes) (57 Exemplare). — Gut meßbar, bei gleicher Lage wie 1; die Hochbiegung des Vorder-Randes ist nicht berücksichtigt.
3. Glabella-Länge (77 Exemplare). — Gut meßbar, bei gleicher Lage wie 1.
4. Länge des Occipital-Ringes (68 Exemplare). — Gut meßbar, bei möglichst horizontal liegendem Occipital-Ring.
5. Länge des Augen-Deckels (γ—ε) (64 Exemplare). — Meßgenauigkeit weniger gut, weil γ und ε keine scharf markierten Punkte sind und nicht in der gleichen Ebene liegen.
6. Länge β—δ (54 Exemplare). — Gleiche Schwierigkeiten wie bei 5.
7. Länge δ—ω (44 Exemplare). — Messungen verhältnismäßig ungenau; gleiche Schwierigkeiten wie bei 5, außerdem stärkere Abknickung der Wangen im Bereich des Occipital-Ringes.

b) Breiten-Messungen.

8. Breite β—β (49 Exemplare). — Gut meßbar, bei gleicher Lage wie 1.
9. Breite δ—δ (50 Exemplare). — Gut meßbar; bei Fehlen eines Augen-Deckels wurde die Breite des erhaltenen Augen-Deckels zu der Strecke Augen-Deckel + Glabella-Breite addiert.
10. Breite der Glabella (vor dem Occipital-Ring) (73 Exemplare). — Gut meßbar; jedoch individuelle Schwankungen, die dadurch verursacht werden, daß die breiteste Stelle der Glabella nicht bei allen Individuen im gleichen Bereich liegt.
11. Breite des Augen-Deckels (64 Exemplare). — Gut meßbar; jedoch müssen Ungenauigkeiten durch die Biegung des Glabellar-Randes berücksichtigt werden.

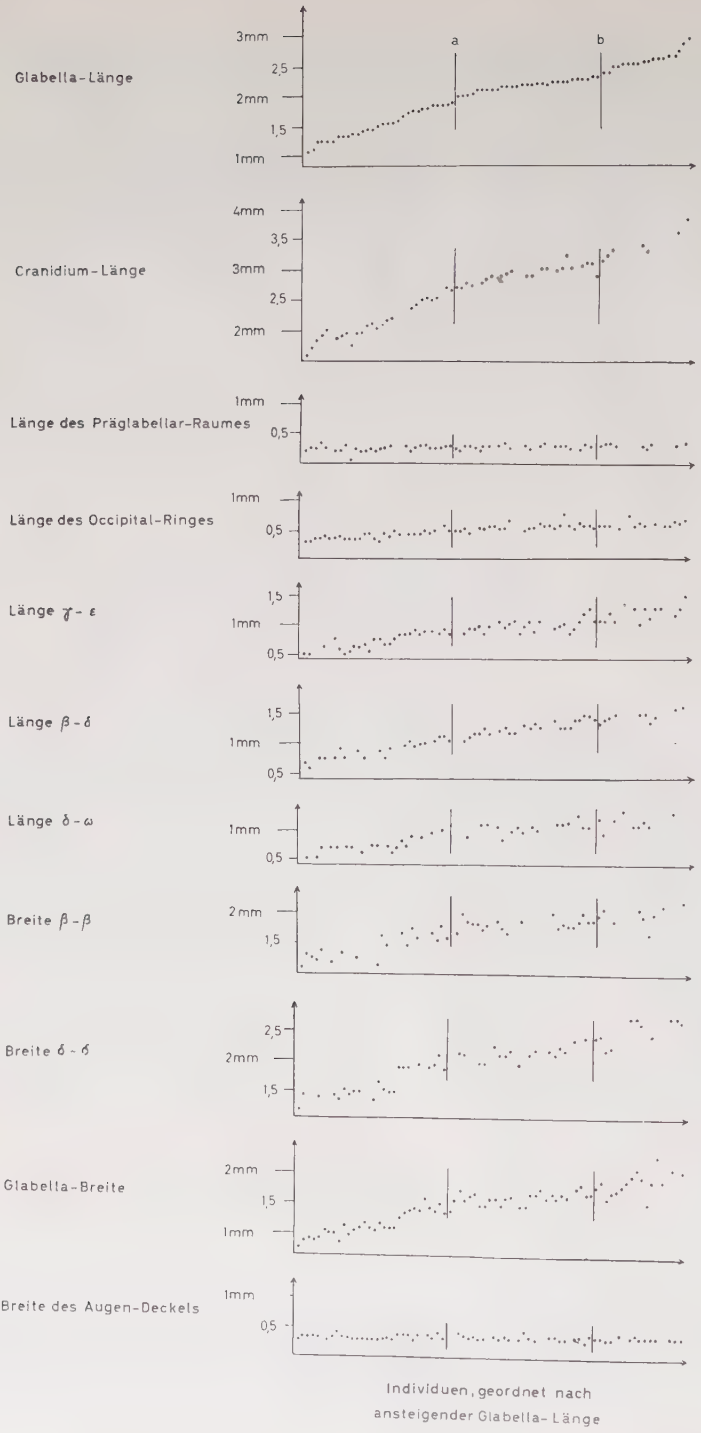

Glabella-Länge
3mm
2,5
2mm
1,5
1mm
a
b
Cranidium-Länge
4mm
3,5
3mm
2,5
2mm
Länge des Präglabellar-Raumes
1mm
0,5
Länge des Occipital-Ringes
1mm
0,5
Länge γ - ε
1,5
1mm
0,5
Länge β - δ
1,5
1mm
0,5
Länge δ - ω
1mm
0,5
Breite β - β
2mm
1,5
Breite δ - δ
2,5
2mm
1,5
Glabella-Breite
2mm
1,5
1mm
Breite des Augen-Deckels
1mm
0,5
Individuen, geordnet nach
ansteigender Glabella-Länge

Abb. 25. Kumulativer Zuwachs der 11 an den Cranidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. gemessenen Merkmale. — Auf der Abszisse sind die Individuen nach zunehmender Glabella-Länge angeordnet. Auf der Ordinate sind die gemessenen Werte (in mm) für das jeweils links am Rand genannte Merkmal aufgetragen. Alle in den Diagrammen senkrecht untereinander stehenden Meßpunkte gehören zum gleichen Individuum. Die zwischen den Markierungen a und b gelegenen Individuen mit annähernd gleicher Glabella-Länge wurden zur Ermittlung der Schwankungs-Breite der einzelnen Merkmale genauer untersucht. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengestellt.

←

Tabelle 1.

Schwankungs-Breite der Merkmale der Cranidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.

Merkmal	Mittelwert	Größte Abweichung vom Mittelwert	Größte Abweichung in % des Mittelwertes	Größte Abweichung bezogen auf die der Glabella-Länge = 1
	mm	mm	%	
Glabella-Länge	2·15	0·15	7	1·0
Cranidium-Länge	2·95	0·30	10·2	1·5
Länge γ-ε	0·97	0·28	28·9	4·1
Länge β-δ	1·26	0·22	17·5	2·5
Länge δ-ω	1·07	0·22	20·3	2·9
Breite β-β	1·83	0·17	9·1	1·3
Breite δ-δ	2·13	0·25	11·7	1·7
Glabella-Breite	1·60	0·23	14·4	2·1

In den graphischen Darstellungen (Abb. 25) ist die individuelle Progression jedes einzelnen Merkmals eingetragen; sie ist auf die Glabella-Länge als Basis bezogen, weil sich bei dieser die meisten und genauesten Messungen erzielen ließen. Das unterschiedliche Zuwachsmaß der einzelnen Merkmale während des Wachstums von *C. (Belgibole) belgica* kommt deutlich zum Ausdruck. Außerdem läßt die Punktreihe für die Glabella-Länge ein Maximum der Individuen-Anzahl bei etwas über 2 mm Länge erkennen (zwischen a und b in Abb. 25), so daß für diesen Bereich die Schwankungs-Breiten der übrigen Merkmale bei annähernd konstanter Glabella-Länge angegeben werden können. Die Meß-Ergebnisse für die wichtigsten, das Aussehen bestimmenden Merkmale sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Wird also die Schwankungs-Breite der Glabella-Länge, die willkürlich durch die getroffene Größen-Begrenzung festgesetzt wurde, als Basis (= 1) genommen und werden die beobachteten Variations-Breiten der übrigen Merkmale danach bewertet, so ergibt sich (Tab. 1 rechte Spalte), wievielmal größer die Schwankungs-Breiten dieser Merkmale sind als die der Glabella-Länge und welche Merkmale die stärkste relative Variabilität zeigen.

Die im Vergleich mit der Variation der Glabella-Länge recht unterschiedlichen Schwankungs-Bereiche der anderen Merkmale können mehrere Ursachen haben. Grundsätzlich kommen 4 Möglichkeiten in Betracht:

1. Die biologische (genetische) Variabilität der Art.
2. Änderungen während der postlarvalen Ontogenie, weil selbst bei annähernd gleichgroßen Exemplaren noch (wenn auch nur geringe) Proportions-Verschiebungen eintreten, wenn nicht alle Exemplare in Wirklichkeit ontogenetisch gleichaltrig sind.
3. Durch tektonische und sonstige, postmortale Einwirkungen hervorgerufene, also nur scheinbare Variabilität.
4. Meß-Ungenauigkeiten.

Im vorliegenden Fall zeigen die auf die Facial-Sutur bezogenen Meßstrecken die größten Schwankungs-Breiten. Daraus geht hervor, daß die betreffenden Messungen mit größeren Ungenauigkeiten behaftet sind als die auf die Längen und Breiten der Glabella und des übrigen Cranidiums bezogenen Messungen, weil sich die Nahtpunkte γ, ε usw. nicht genügend scharf lokalisieren lassen. Die auffällig hohen Werte (4·1; 2·5; 2·9) gehen also wenigstens zum Teil zu Lasten der Messungen, und die tatsächliche Variations-Breite dürfte geringer sein als die angegebenen Zahlen. Da sich außerdem die ontogenetischen Änderungen gerade bei der Facial-Sutur stärker bemerkbar machen (siehe folgender Abschnitt) als bei manchen anderen Merkmalen, muß auch dieser Faktor für das Ausmaß der tatsächlichen Streuungs-Breite mit in Rechnung gestellt werden; hinzu kommen die außerbiologischen, postmortalen Verzerrungen des Umrisses, die allerdings bei dem vorliegenden Material verhältnismäßig gering sein dürften. Bei allen nicht die Sutur betreffenden Merkmalen ist die Schwankungs-Breite geringer; nur bei der Glabella-Breite überschreitet sie den Wert 2. Meßfehler können hier nur in untergeordnetem Maße zur Erklärung herangezogen werden, ontogenetische Änderungen ebensowenig, weil sich die Proportionen der Glabella nur wenig ändern (siehe „Postlarvale Ontogenie"). Die recht erheblichen Breiten-Unterschiede können auf postmortale Verformung durch Belastungs-Druck zurückgeführt werden, durch die der Panzer flacher und breiter geworden ist. Eine solche Beanspruchung ist bei einigen Exemplaren nachweisbar durch Brüche sowie durch unterdurchschnittliche Wölbung bei großer Breite. Die Mehrzahl der Panzer zeigt jedoch keine erkennbare oder eine nur geringfügige Verformung; es muß also mit einer tatsächlichen, großen biologischen Variabilität gerechnet werden. So gibt es z. B. Exemplare mit breiter, kurzer Glabella und solche mit schmaler Glabella (vgl. SMF 16902 mit SMF 16903_1; Abb. 3-5); wären die Extreme nicht durch Zwischenformen verbunden, könnte man Zweifel an der Artgleichheit haben.

Neben den Merkmalen, deren Schwankungs-Breiten sich durch Messung und Berechnung genauer erfassen lassen, stehen andere, die sich zwar der exakten Untersuchung entziehen, die jedoch in gleicher Weise beträchtliche Streuung erkennen lassen. Unter diesen sind vor allem die Form des Vorder-Randes, die Anzahl und Ausbildung der Glabellar-Furchen, die Lage des Nacken-Knötchens und das Ausmaß der Schalen-Körnelung zu nennen. Am Vorder-Rand sind die Ansatz-Stellen für die Festwangen bei α unterschiedlich ausgebildet. Ebenso ist die Umbiegung bei β verschiedenartig (eckiger oder gerundeter) gestaltet. In Abhängigkeit von der Ausprägung der hintersten Glabellar-Furchen sind die Präoccipital-Loben (L 1, 1 p) ± deutlich von der übrigen Glabella abgesetzt; das vorderste Paar der Glabellar-Furchen (S 4, 4 p) kann völlig fehlen. Das Nacken-Knötchen kann vom Zentrum des Occipital-Ringes gegen den Hinter-Rand verschoben sein. Die seitliche Verschmälerung des Occipital-Ringes ist verschieden stark. Die Unterschiede in der Glabellar-Körnelung sind bei den

jüngeren Stücken ontogenetisch bedingt; bei den älteren Stücken hingegen handelt es sich wiederum um Variation und z. T. auch um Erhaltungs-Zustände. Der Hinter-Rand der Glabella und die Präoccipital-Loben (L 1, 1 p) sind immer gekörnelt. Nach vorn hingegen nimmt die Körnelung ± stark ab; außer Exemplaren mit glattem Vorderteil gibt es solche, bei denen die Glabella bis vorn hin deutlich gekörnelt ist.

Summiert man die beträchtlichen Unterschiede in der Ausprägung der einzelnen Merkmale (unter Berücksichtigung von Meß-Ungenauigkeiten und postmortalen Verformungen), so erhebt sich — wie bereits weiter oben angedeutet — die Frage nach der artlichen Homogenität der in *C. (Belgibole) belgica* zusammengefaßten Cranidien. Um eine eindeutige Aussage machen zu können, wurden 8 Korrelations-Analysen nach dem auf S. 211-212 beschriebenen Verfahren durchgeführt. Diese sind in Abb. 26a-h angegeben und dargestellt; die Zahlenwerte sind aus Tab. 2 zu entnehmen.

Die Korrelations-Untersuchungen zeigen, daß sämtliche Individuen sich als ontogenetische Folge einer Art deuten lassen; das Kontinuum der Regressions-Geraden bleibt überall gewahrt. Exemplare, die in einer Merkmals-Korrelation von dem Verhalten der Gesamtheit stärker abweichen, fügen sich diesem in der Regel bei allen anderen Gruppierungen ein, und für kein Exemplar tritt ein abweichendes Verhalten in mehr als 3 der untersuchten Korrelationen ein, das auf eine Sonderstellung schließen ließe.

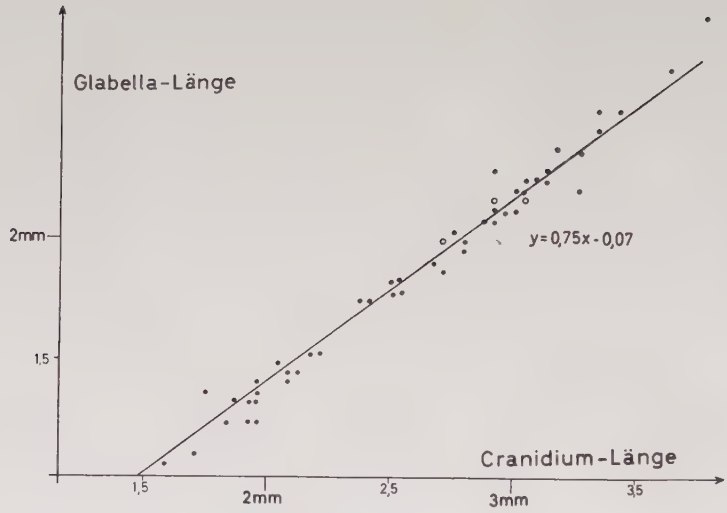
Der Grad der Streuung innerhalb der einzelnen Merkmals-Kombinationen ist jeweils aus der graphischen Darstellung direkt zu ersehen. Besonders auf die relativ starke Streuung zwischen Glabella-Länge und -Breite, die das Aussehen stark bestimmt, sei noch einmal hingewiesen. Es können danach drei Varietäten unterschieden werden, eine mittlere (Abb. 5), eine schlanke (Abb. 4) und eine breite (Abb. 3); diese sind keine selbstständigen systematischen Einheiten und werden deshalb nicht durch gesonderte Bezeichnungen voneinander getrennt.

Freiwangen.

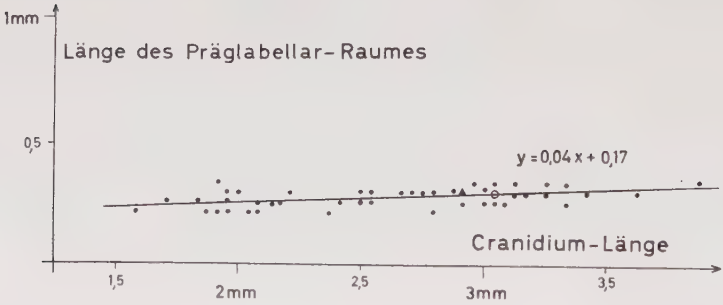
Über die Variations-Breite der Freiwangen können keine exakten Angaben gemacht werden, weil jeweils nur wenige Exemplare von annähernd gleicher Größe vorliegen. Unterschiede zwischen den einzelnen Stücken zeigen sich in der Anzahl der Ocellen auf den Augen, in dem Grad der Ausbildung und der Ausdehnung der Skulptur auf den Wangen-Flächen sowie in der Ausbildung des Außen-Saumes, der auf der Innenseite ± steil zur Außensaum-Furche abfällt. Auch im Verlauf des Vorder-Randes zwischen α und β treten Unterschiede auf, weil die Umbiegung der Sutur in diesem Bereich ± gerundet sein kann.

Hypostomata.

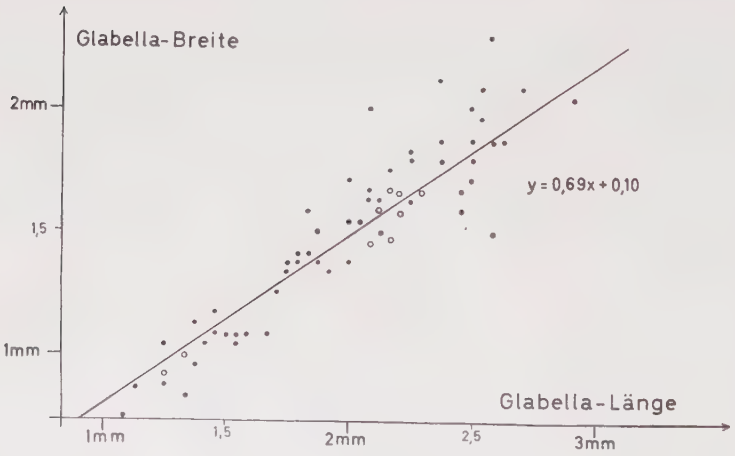
Innerhalb des vorliegenden Materials treten trotz der relativ geringen Anzahl und der z. T. schlechten Erhaltung erhebliche Unterschiede in der Morphologie auf; diese können zur Ermittlung der Variabilität verwendet werden, weil die meisten Hypostomata ungefähr die gleiche Größe haben. Die Unterschiede treten am deutlichsten in der Skulptur hervor. Die Längs-Rippen sind nicht nur verschieden deutlich, sondern auch verschieden in ihrer Anzahl: So trägt der Körper von SMF 16916 jederseits 6 Längs-Rippen, von denen sich die



26a



26b



26c

• = 1 ○ = 2 ▲ = 3 ■ = 4 × = 5

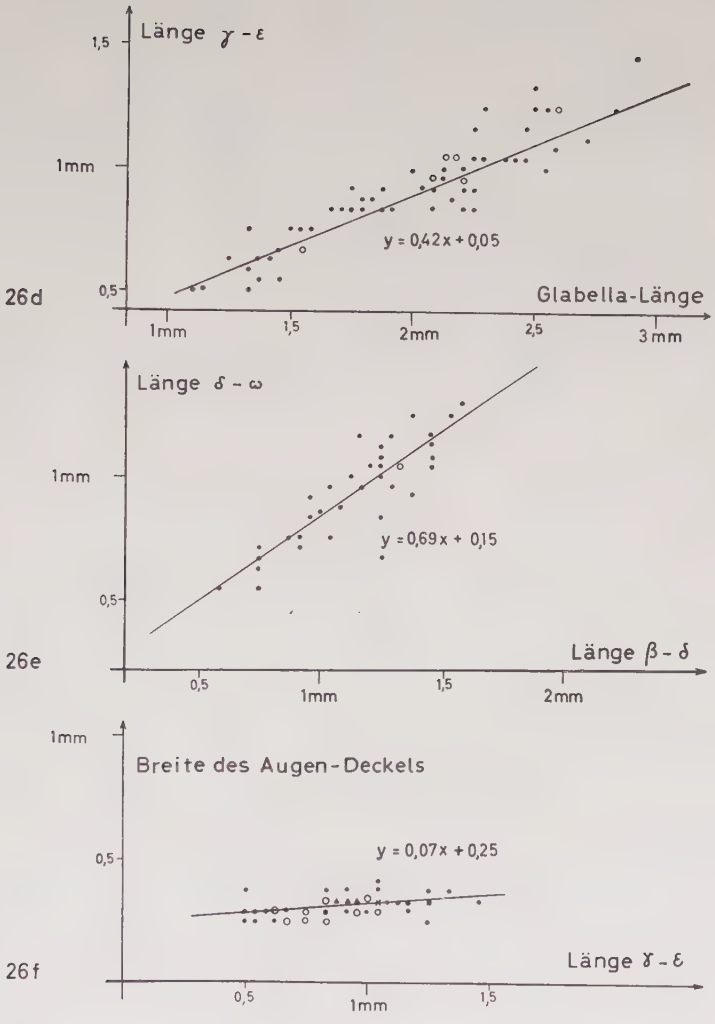
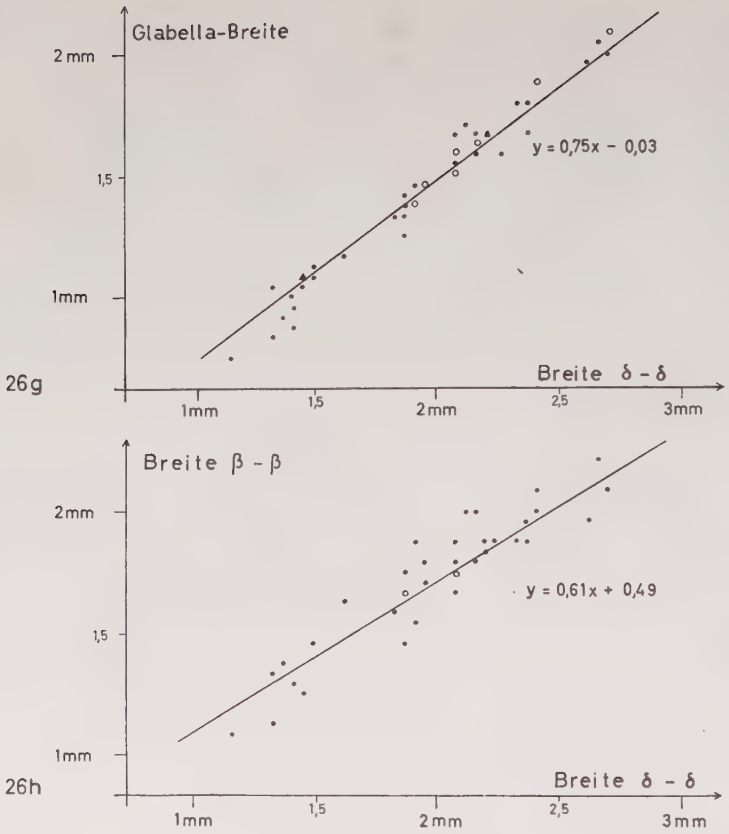


Abb. 26. Graphische Darstellung der korrelativen Verbundenheit von Merkmalen der Cranidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Die Anzahl der Exemplare an den betreffenden Stellen des Koordinaten-Netzes ist durch Zeichen angegeben.

a) Cranidium-Länge : Glabella-Länge.
b) Cranidium-Länge : Länge des Präglabellar-Raumes.
c) Glabella-Länge : Glabella-Breite.
d) Glabella-Länge : Länge des Augen-Deckels (γ—ε).
e) Länge β—δ : Länge δ—ω.
f) Länge des Augen-Deckels (γ—ε) : Breite des Augen-Deckels.
g) Breite δ—δ : Glabella-Breite (S. 230).
h) Breite δ—δ : Breite β—β (S. 230).



innerste der einen Hälfte mit der entsprechenden der anderen Hälfte im Bereich der Hals-Einschnürung im spitzen Winkel trifft. SMF 16914 hingegen hat nur 4 deutlich ausgebildete Längs-Rippen jederseits; die Zentralteile des Körpers zeigen keine derartige Skulptur. In gleicher Weise sind die Flügel von SMF 16916 restlos von den Terrassen-Linien des Rand-Saumes bedeckt, wohingegen die von SMF 16914 fast keine Ornamentierung haben. Weiterhin sehr unterschiedlich ausgebildet sind die Furchen, die den hinteren Lobus vom vorderen Teil des Hypostom-Körpers trennen. Zum Teil ziehen sie quer über das ganze Hypostom hinweg (SMF 16915); bei anderen Stücken sind sie nur unscharf und schattenhaft angedeutet (SMF 16914). Auch die Maculae sind unterschiedlich stark ausgeprägt: Im Durchschnitt sind sie unscharf und schwach sichtbar (SMF 16914, 16916); in einigen Fällen hingegen sind sie sehr deutlich eingedrückt (SMF 16915) und in anderen Fällen gar nicht wahrnehmbar. Ein letztes stark variierendes Merkmal sind die Flügel. Sie können entweder mehr horizontal oder mehr vertikal stehen, und dementsprechend treten sie in der Aufsicht als stärkere oder schwächere Verbreiterung des Hypostoms in Erscheinung. Da jedoch in Anbetracht der Zartheit der Schalen bei diesem Teil des Hypostoms leicht Verdrückungen und Verzerrungen eingetreten sein können, ist es nicht sicher, inwieweit tatsächliche Variabilität oder postmortale Einflüsse vorliegen.

Tabelle 2. Zahlenmäßige Ergebnisse der 8 Korrelations-Analysen an den Cranidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.

Korrelierte Merkmale		Anzahl	Mittelwerte (mm)		Streuungen (mm)		Korrelations-Koeffizient (+)	Regressions-Gerade (mm)	Streuung um die Regressions-Gerade
x	y	N	$\bar{x}$	$\bar{y}$	s_x	s_y	r	y = bx + a	2 S
Cranidium-Länge	Glabella-Länge	54	2·63 ± 0·074	1·90 ± 0·060	0·54 ± 0·052	0·44 ± 0·042	0·967	y = 0·75x − 0·07	0·21 mm
Cranidium-Länge	Länge des Präglabellar-Raumes	52	2·63 ± 0·071	0·27 ± 0·005	0·54 ± 0·053	0·04 ± 0·004	0·578	y = 0·04x + 0·17	0·06 mm
Glabella-Länge	Glabella-Breite	72	1·97 ± 0·074	1·46 ± 0·040	0·45 ± 0·038	0·34 ± 0·028	0·903	y = 0·69x + 0·10	0·29 mm
Glabella-Länge	Länge des Augen-Deckels (γ-ε)	64	2·00 ± 0·055	0·89 ± 0·024	0·44 ± 0·039	0·20 ± 0·018	0·884	y = 0·42x + 0·05	0·20 mm
Länge β-δ	Länge δ-ω	36	1·14 ± 0·042	0·93 ± 0·031	0·25 ± 0·029	0·19 ± 0·022	0·893	y = 0·69x + 0·15	0·18 mm
Länge des Augen-Deckels	Breite des Augen-Deckels	62	0·89 ± 0·039	0·20 ± 0·005	0·31 ± 0·028	0·04 ± 0·004	0·482	y = 0·07x + 0·25	0·07 mm
Breite δ-δ	Glabella-Breite	49	1·95 ± 0·061	1·44 ± 0·049	0·43 ± 0·044	0·34 ± 0·034	0·948	y = 0·75x − 0·03	0·22 mm
Breite δ-δ	Breite β-β	36	1·98 ± 0·067	1·70 ± 0·043	0·40 ± 0·047	0·26 ± 0·031	0·934	y = 0·61x + 0·49	0·19 mm

Tabelle 3. Zahlenmäßige Ergebnisse der 4 Korrelations-Analysen an den Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.

Korrelierte Merkmale		Anzahl	Mittelwerte (mm)		Streuungen (mm)		Korrelations-Koeffizient (+)	Regressions-Gerade (mm)	Streuung um die Regressions-Gerade
x	y	N	$\bar{x}$	$\bar{y}$	s_x	s_y	r	y = bx + a	2 S
Pygidium-Breite	Pygidium-Länge	51	2·76 ± 0·072	2·00 ± 0·060	0·53 ± 0·052	0·43 ± 0·043	0·982	y = 0·78x − 0·16	0·17 mm
Pygidium-Länge	Rhachis-Länge	52	2·04 ± 0·064	1·47 ± 0·049	0·46 ± 0·045	0·35 ± 0·034	0·988	y = 0·75x − 0·05	0·11 mm
Pygidium-Breite	Rhachis-Breite	54	2·80 ± 0·072	1·08 ± 0·041	0·53 ± 0·051	0·30 ± 0·029	0·935	y = 0·53x − 0·39	0·21 mm
Rhachis-Länge	Rhachis-Breite	53	1·46 ± 0·044	1·08 ± 0·041	0·32 ± 0·031	0·30 ± 0·029	0·896	y = 0·84x − 0·15	0·09 mm

Tabelle 4.

Schwankungs-Breite der Merkmale der Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp.

Merkmal	Mittel-wert	Größte Abweichung vom Mittelwert	Größte Abweichung in % des Mittelwertes	Größte Abweichung bezogen auf die der Pygidium-Breite = 1
	mm	mm	%	
Pygidium-Breite	2·90	0·50	8	1·0
Pygidium-Länge	2·10	0·23	24	3·0
Rhachis-Länge	1·55	0·38	25	3·1
Rhachis-Breite	1·10	0·22	22	2·7

Pygidien.

Ebenso wie an den Cranidien wurden auch an den zahlreichen Pygidien korrelations-analytische Untersuchungen durchgeführt, um Variations-Breite und ontogenetische Veränderungen erfassen zu können. Für Fehlerquellen bei den Messungen usw. gilt das bei „Cranidia" Gesagte. Gemessen wurden die in Abb. 24b eingetragenen Strecken:

12. Gesamt-Länge. 14. Gesamt-Breite.
13. Rhachis-Länge. 15. Rhachis-Breite.

Untersucht wurden die in Abb. 27a-d angegebenen und dargestellten Korrelationen, deren Schwankungs-Breiten in Tab. 4 und deren Zahlen-Unterlagen in Tab. 3 zu finden sind.

Ähnlich wie bei den Cranidien ist auch bei Pygidien von annähernd gleicher Größe die Variations-Breite im Breiten/Längen-Verhältnis beträchtlich (1·13-1·50). Eine mittlere Form sowie zwei entgegengesetzte Extremformen sind in Abb. 18a, 19 und 20 dargestellt. In gleicher Weise variiert auch das Verhältnis Gesamt-Breite/Rhachis-Breite merklich; es zeigt sich, daß die Exemplare mit der größten Gesamt-Breite nicht auch die relativ breitesten Spindeln zu haben brauchen.

Den Streuungs-Breiten in Tab. 4 sind die Verhältniszahlen von 28 Pygidien mit einer Gesamt-Breite von etwa je 3 mm (innerhalb des in Abb. 27a abgegrenzten Bereiches) zugrunde gelegt. Als Bezugsmaß für die Variabilität der übrigen Merkmale wurde in diesem Falle die Streuung der Pygidium-Breite (= 1) genommen. Es zeigt sich, daß der Schwankungs-Bereich bei den 3 anderen Merkmalen fast gleichgroß ist. Meß-Ungenauigkeiten, wie sie bezüglich der Facial-Sutur zu einer stärkeren Differenzierung der entsprechenden Zahlenwerte führten, fallen bei den Pygidien also nicht ins Gewicht. Insgesamt ist die Variations-Breite größer als bei den Cranidien. Das ist z. T. auf postmortale Vorgänge zurückzuführen (die Anzahl der abgeflachten, breitgedrückten Exemplare ist größer als bei den Cranidien); auf diese Weise dürften z. B. die relativ schlanken Pygidien mit breiter Rhachis entstanden sein. Tektonische und diagenetische Vorgänge können aber nicht schlechthin verantwortlich gemacht werden für die recht unterschiedlichen Breiten/Längen-Proportionen; denn Verformung durch

einseitigen, in der Schicht-Ebene wirkenden Druck ist nicht erfolgt, wie an den Exemplaren auf dem Handstück SMF 16897 (Taf. 38 Fig. 7) zu erkennen ist. Somit liegt auch bei den Pygidien eine recht große biologische Variabilität vor. Wenn also lange schlanke sowie kurze breite Cranidien und Pygidien zusammen vorkommen und durch Zwischenformen miteinander verbunden sind, so muß sich die Variations-Breite der Population von schlanken bis zu breiten Individuen erstrecken.

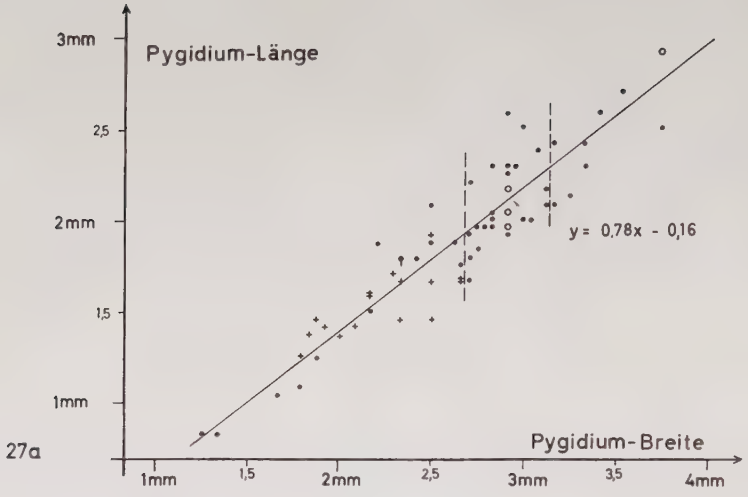
Auch bei den Pygidien gibt es außerdem noch variable Merkmale, die durch Messungen nicht erfaßt werden können. Die Anzahl der Ringe und Rippen ist bei den 28 annähernd gleichgroßen Pygidien sehr konstant. Die Anzahl der Ringe beträgt 7 und 7+, die Anzahl der Rippen-Paare 5 und 6, und zwar in folgender Verkoppelung:

7 Ringe,	5 Rippen-Paare:	4 Exemplare;
7+ Ringe,	5 Rippen-Paare:	1 Exemplar;
7 Ringe,	6 Rippen-Paare:	19 Exemplare;
7+ Ringe,	6 Rippen-Paare:	4 Exemplare.

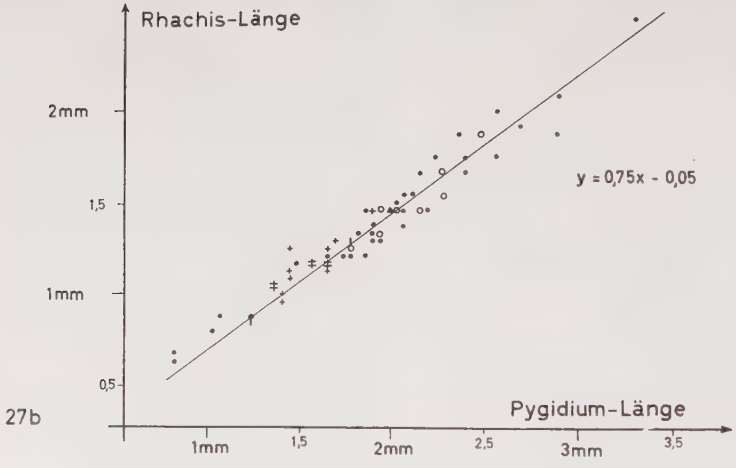
Es ist zu erkennen, daß der Durchschnitt der Pygidien 7 Ringe und 6 Rippen-Paare aufweist. Bei den Exemplaren mit nur 5 Rippen-Paaren ist das letzte Paar so undeutlich ausgebildet, daß eine genaue Identifikation nicht möglich ist; bei den Exemplaren mit 7+ Ringen schiebt sich ein kleines Rhachis-Ende zwischen den letzten Ring und die Rhachis-Leiste. Pygidien mit mehr als 7 Ringen und 6 Rippen-Paaren — *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M — gibt es in dem untersuchten Größen-Bereich überhaupt nicht. Recht unterschiedlich ist die Ausbildung der Skulptur auf den Ringen und Vorder-Ästen der Rippen. Von deutlich ausgebildeten, klar voneinander getrennten Höckerchen bis zum schwach erhöhten, kaum gekerbten Grat findet man alle Übergänge. Gleichfalls unterschiedlich gestaltet ist die Rhachis-Leiste. Je nach der Höhe und der Länge der Rhachis ist sie verhältnismäßig kurz oder lang, deutlich oder weniger deutlich dreieckig begrenzt, verhältnismäßig scharf oder unscharf von den Pleural-Feldern abgesetzt. Sie kann deutlich skulptiert sein mit Höckerchen, die in 1-3 Längs-Reihen zu je 2-4 Tuberkeln angeordnet sind (SMF 16921, Taf. 38 Fig. 11a); die Skulptur kann aber auch unscharf sein oder gänzlich fehlen (SMF 16922, Taf. 38 Fig. 10). Schließlich gibt es auch merkliche Unterschiede im Gesamt-Umriß der Pygidien, und zwar meist in der Weise, daß kurze, breite Individuen einen gerundeten Umriß haben, lange, schlanke Stücke hingegen einen mehr dreieckigen, sich nach hinten verjüngenden Umriß.

Variabilität der Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M.

Da die zu *C. (B.)* sp. M gestellten Pygidien im allgemeinen Bau denen der typischen *C. (B.) belgica* ähneln, treffen für sie auch die oben festgestellten Möglichkeiten der Variation zu. Darüber hinaus zeigen bei ihnen die Ring- und Rippen-Anzahlen nicht nur ein abweichendes Zahlen-Verhältnis, sondern auch einen größeren Schwankungs-Bereich als bei *C. (B.) belgica.* Die Anzahl der Rhachis-Ringe kann 8, 8+, 9 und 9+ betragen, die Anzahl der pleuralen Rippen-Paare 7, 8 und 8+. Zu bemerken ist, daß die Berippung bei einigen Exemplaren unregelmäßig ist, indem die letzte Rippe nur auf einer Seite deutlich ist, auf der anderen aber nur schwach oder gar nicht wahrnehmbar



27a



27b

• = 1 *belgica* ◦ = 2 *belgica* ▲ = 3 *belgica*
+ = 1 sp. M ⁕ = 2 sp. M
⧫ = 1 *belgica* + 1 sp. M ⧫ = 2 *belgica* + 1 sp. M
⧫ = 1 *belgica* + 2 sp. M

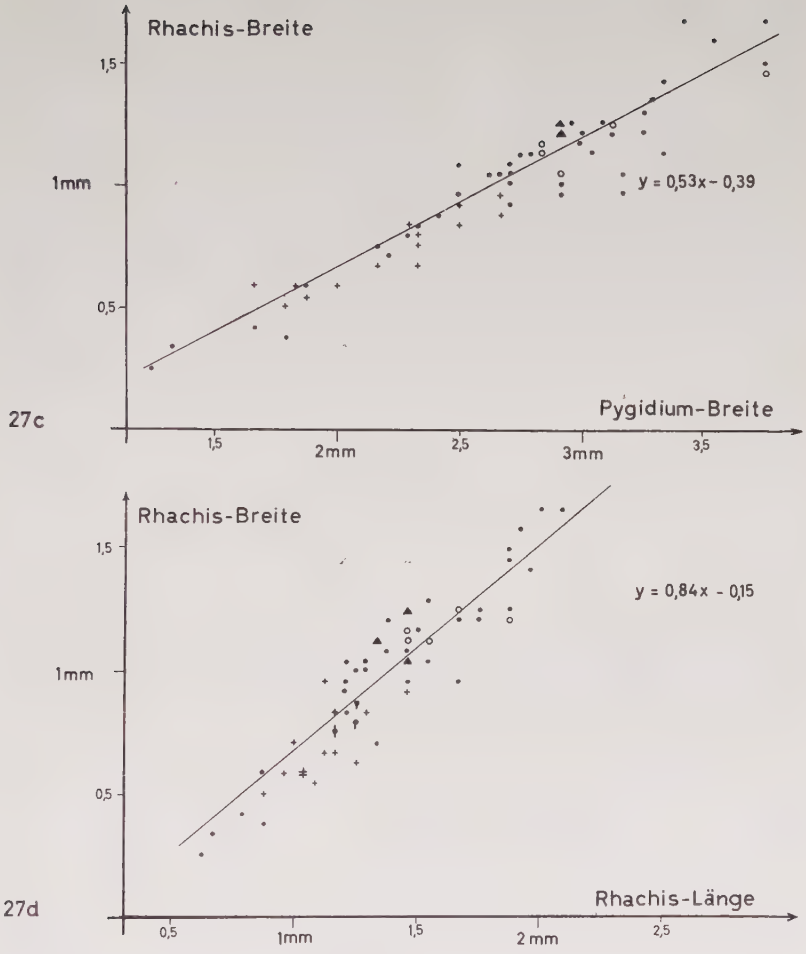


Abb. 27. Graphische Darstellung der korrelativen Verbundenheit von Merkmalen der Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. und von *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M [sp. M nur in diese Abbildung eingetragen, jedoch nicht bei den Berechnungen mitverwendet]. — Die Anzahl der Exemplare an den betreffenden Stellen des Koordinaten-Netzes ist durch Zeichen angegeben.

a) Pygidium-Breite : Pygidium-Länge.
Die Exemplare innerhalb der unterbrochenen Längslinien sind im Abschnitt „Variabilität" genauer untersucht, weil sie annähernd gleich groß sind.

b) Pygidium-Länge : Rhachis-Länge.

c) Pygidium-Breite : Rhachis-Breite.

d) Rhachis-Länge : Rhachis-Breite.

(SMF 16929). Bei einer groben Zusammenfassung läßt sich sagen, daß die in der sp. M vereinigten Pygidien noch einmal in 2 Gruppen unterteilt werden können, in solche mit 8 Ringen und 7 Rippen-Paaren, *C. (B.)* sp. M_1 (5 Exemplare; Taf. 38 Fig. 13; Abb. 23), und in solche mit 8+ oder 9 Ringen und 8 Rippen-Paaren, *C. (B.)* sp. M_2 (11 Exemplare; Taf. 38 Fig. 12). Diese beiden Gruppen zeigen auch im übrigen Bau noch Unterschiede; jedoch treten Übergänge zwischen ihnen auf. So zeigen die 5 Pygidien der *C. (B.)* sp. M_1 allgemein eine (wenn auch feine) Skulptur auf der Rhachis und auf den Vorder-Ästen der Rippen; das Rhachis-Ende erinnert an das der echten *C. (B.) belgica;* es ist relativ stumpf; die Rhachis-Leiste ist gut ausgebildet. Bei der *C. (B.)* sp. M_2 ist die Skulptur viel schwächer oder fehlt gänzlich; die Rhachis läuft spitz zu und die Rhachis-Leiste ist ein nur unscharf von ihr abgesetztes, sehr spitzwinkliges Dreieck. Es ergibt sich somit eine abgestufte Reihe, deren Glieder sich in zunehmendem Maße vom Aussehen der echten *belgica*-Pygidien entfernen, ohne daß sich ein scharfer Schnitt zwischen den Vertretern dieser Reihe ziehen ließe, obwohl sich die Extremformen morphologisch klar voneinander unterscheiden.

3. Postlarvale Ontogenie.

Cranidien.

In dem überschaubaren und durch Material belegten Bereich findet eine Größen-Zunahme der Cranidien um etwa das Vierfache der Größe des kleinsten Exemplares statt. Während dieser Wachstums-Spanne kommt es neben anderen Proportions-Verschiebungen (Breiten-Abnahme der Festwangen, Verschmälerung der Glabella) zu bemerkenswerten Veränderungen im Bau der Facial-Sutur, die für die systematische Zuordnung der Art von großer Bedeutung sind und außerdem Licht auf deren phylogenetische Herkunft werfen. Die Facial-Sutur hat die Tendenz, sich von einem stark ausladenden Jugend-Stadium mit rundem, stark vortretendem Augen-Deckel zu einem gestreckteren Verlauf zu wandeln, wobei die Krümmungen sanfter werden und der Augen-Deckel sich verschmälert. Richtung und Größe dieses Wandels können den Korrelations-Analysen entnommen werden, weil sich die Ratio zwischen dem untersuchten x und y von jung zu alt in ablesbarem Maße ändert. In Tab. 5 sind die Ratios für die untersuchten 8 Merkmals-Gruppierungen der Jugend- und Alters-Stadien einander gegenübergestellt.

In Abb. 1-7 sind an 7 Cranidien die Änderungen im Verlauf des ontogenetischen Wachstums dargestellt, um einen Gesamt-Eindruck von dem eintretenden Gestalts-Wandel zu geben. Im einzelnen treten folgende Veränderungen auf:

1. Facial-Sutur und Augen-Deckel (Abb. 28 und 29).
   a) Die Augen-Deckel verschmälern sich gegenüber der Glabella-Breite.
   b) Im Zusammenhang mit der Verschmälerung des Augen-Deckels tritt durch Abnahme der Krümmungs-Radien ein Auseinanderrücken der Punkte γ—ε ein, also eine Streckung des Augen-Deckels; hierdurch wird die Breiten-Reduktion noch deutlicher.

c) Die Krümmung des Präglabellar-Raumes und des Vorder-Randes nimmt ab; dadurch verschiebt sich β nach vorn und der Abstand β—δ verlängert sich gegenüber dem Abstand δ—ω; der Augen-Deckel verlagert sich also etwas nach hinten.

d) Der Hinter-Saum verschmälert sich (keine Korrelations-Analyse, weil zu wenig brauchbare Exemplare) gegenüber dem Abstand δ—ω; dadurch kommt die Ausbildung des geraden Hinter-Astes der Naht zwischen ε—ζ deutlich zum Ausdruck und die Rückwärts-Verlagerung des Augen-Deckels wird kompensiert.

2. Cranidium-Breite.

Der Abstand β—β nimmt gegenüber dem Abstand δ—δ relativ ab, und auch hierin kommt wieder die Streckung der Facial-Sutur zum Ausdruck. Zugleich verschiebt sich β, das bei kleinen Exemplaren annähernd in der Längsprojektion von δ liegt, nach innen, und die breiteste Stelle des Cranidiums liegt nunmehr deutlich bei δ—δ.

3. Glabella.

a) Durch die Verschmälerung der Festwangen und des Präglabellar-Raumes tritt eine relative Vergrößerung der Glabella gegenüber der Gesamt-Größe des Cranidiums auf, sowohl in der Länge als auch in der Breite.

b) Gegenüber ihrer Breite wird die Glabella etwas länger. Zusammen mit der Verschmälerung der Festwangen bewirkt diese Streckung eine schwache Gesamt-Verschmälerung des Cranidiums mit zunehmendem Alter.

4. Körnelung.

Die Durcharbeitung des Materials ergab, daß die kleinsten Cranidien alle ungekörnelt sind und daß sich die Skulptur erst bei einer Cranidium-Länge von 2·5 mm einstellt. Sofern hier nicht eine Zufälligkeit vorliegt, bedingt durch die relative Seltenheit und die Empfindlichkeit der kleinsten Cranidien, kann daraus gefolgert werden, daß die Körnelung sich erst von einem bestimmten Größen-Stadium ab durchzusetzen beginnt.

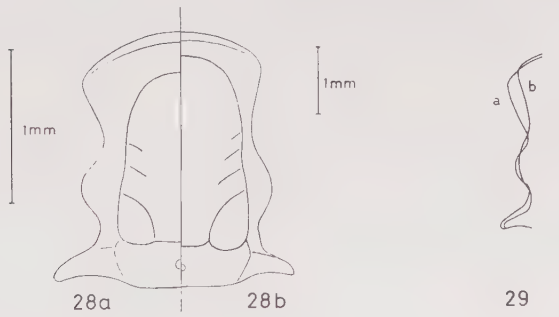


Abb. 28-29. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Schematische Darstellung der postlarvalen Ontogenie der Cranidien; a) kleines und b) großes Exemplar, auf gleiche Größe gebracht.

28. Ontogenetische Veränderungen der Gestalt und der Proportionen von zwei halben Cranidien.

29. Ontogenetische Veränderungen des Verlaufs der Facial-Sutur.

Betrachtet man die eintretenden Änderungen insgesamt, so fällt auf, daß die kleinen Exemplare eine relativ starke Ähnlichkeit mit *Cyrtosymbole (Waribole)* zeigen: Die Augen-Deckel sind kürzer, stärker vorgewölbt, und der Hinter-Saum ist groß, wodurch der gerade Hinter-Ast der Naht wenig deutlich in Erscheinung tritt. Im Verlauf des Wachstums verstärken sich die für *Cyrtosymbole (Belgibole)* charakteristischen Züge, und der *C. (Waribole)*-artige Eindruck tritt in den Hintergrund (Palingenese). Die Änderungen an der Facial-Sutur zeigen außerdem deutlich, daß eine Beziehung zu *Cyrtosymbole (Macrobole)* trotz der Ausbildung des geraden Hinter-Astes der Naht nicht besteht: Bei *C. (Macrobole)* verkürzt sich der Augen-Deckel von hinten nach vorn, wodurch der lange, gerade Hinter-Ast der Naht zustande kommt; bei *C. (Belgibole)* hingegen verlängert sich der Augen-Deckel sogar nach hinten, und der kurze, gerade Hinter-Ast der Facial-Sutur entsteht allein durch Verkleinerung des Hinter-Saumes. Damit im Zusammenhang steht die unterschiedliche Augen-Größe bei beiden Subgenera. Das Auge von *C. (Macrobole) blax* Rud. & E. Richter 1951 hat 65 Ocellen, das Auge einer mittelgroßen *C. (Belgibole) belgica*-Freiwange aber 150-200. In der Abbildung 28 sind die im Verlauf der postlarvalen Ontogenie eintretenden Veränderungen an 2 auf gleiche Größe gebrachten Cranidien-Hälften schematisch dargestellt.

Wie gezeigt wurde, treten sowohl im Verlauf der postlarvalen Ontogenie als auch zwischen den Individuen gleicher Größe deutliche morphologische Differenzen auf. Diese Schwankungs-Breite ist bei der systematischen Bewertung der Reste zu berücksichtigen: Der Artbegriff darf nicht zu eng gefaßt werden. *Wären die Extremformen* — sowohl die größten und die kleinsten als auch die schmalsten und die breitesten — *allein und ohne verbindende Glieder gefunden worden, so wären sie wahrscheinlich nicht in einer Art vereint geblieben.* Es ergibt sich somit die Frage, ob nicht auch bei anderen Genera und Subgenera eine Verringerung der Artenzahl durch die hier angewendete Methode möglich ist. Leider sind jedoch in Neubeschreibungen häufig nur die Typen ausreichend dargestellt, so daß sich an Hand der Literatur nur schwer Vergleichsbeispiele gewinnen lassen.

Tabelle 5.

Die Proportions-Änderungen der korrelierten Merkmalspaare an den Cranidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp., ausgedrückt durch die Änderung der Ratio x : y.

Korreliertes Merkmalspaar			Ratio x : y	
x	:	y	Kleine Form	Große Form
Cranidium-Länge	:	Glabella-Länge	1·41	1·38
Cranidium-Länge	:	Länge des Präglabellar-Raumes	6·67	11·4
Glabella-Länge	:	Glabella-Breite	1·30	1·36
Glabella-Länge	:	Länge d. Augen-Deckels (γ-ε)	2·22	2·28
Länge β-δ	:	Länge δ-ω	0·95	1·27
Länge d. Augen-Deckels	:	Breite d. Augen-Deckels	1·43	3·75
Breite δ-δ	:	Glabella-Breite	1·37	1·35
Breite δ-δ	:	Breite β-β	1·00	1·25

Freiwangen.

Das vorhandene Material umfaßt Freiwangen im Größen-Bereich von 2·5 mm bis zu 4 mm; es kann also den mittleren bis großen Cranidien zugeordnet werden. Freiwangen aus dem Größen-Bereich der kleinsten Cranidien fehlen hingegen. Der überschaubare Weg der postlarvalen Entwicklung ist somit kürzer als bei den Cranidien; er zeigt jedoch die gleichen Tendenzen. So tritt mit zunehmender Vergrößerung der Freiwangen eine Verschmälerung ihrer Form auf: Der Quotient „größte Länge : größte Breite" beträgt 2·5-2·6 bei den kleinsten, 3·0-3·3 bei den größten Exemplaren. Das gesamte Cephalon verschmälert sich also mit zunehmendem Alter. Die Änderungen im Verlauf der Facial-Sutur machen sich ebenfalls bemerkbar, und im Zusammenhang mit der Streckung des Augen-Deckels steht eine Vergrößerung des Auges, die in zunehmender Ocellen-Anzahl zum Ausdruck kommt. So beträgt die Anzahl der Ocellen bei den kleinsten Exemplaren (SMF 16912) rund 100-120, die in 12-15 Schrägzeilen zu durchschnittlich 6-8 Ocellen angeordnet sind. Bei den mittelgroßen Exemplaren (SMF 16910) steigt ihre Anzahl dann auf 150-200, und bei den größten Stücken (SMF 16911) beträgt die Anzahl der Schrägzeilen über 25, von denen jede (von den ersten und letzten abgesehen) etwa ein Dutzend Ocellen enthält, so daß deren Gesamt-Anzahl auf mehr als 300 ansteigt. Das Auge wird also im gesamten überschaubaren Wachstums-Bereich vergrößert; von einer reduktiven Entwicklung der Sehflächen — wie in anderen Zweigen von *Cyrtosymbole* — kann nicht gesprochen werden. In der Skulptur tritt keine wesentliche Änderung ein. Eine statistische Auswertung des Materials wurde nicht vorgenommen, weil zu wenige brauchbare Exemplare vorliegen.

Hypostomata.

Fast alle vorhandenen Exemplare gehören der gleichen Größenklasse (etwa 2·5 mm Länge) an. Nur wenige Stücke sind merklich kleiner (1·5-2 mm), und diese sind zumeist unvollständig, so daß über die morphologischen Änderungen im Verlauf der postlarvalen Ontogenie keine Aussagen gemacht werden können.

Pygidien.

Im Verlauf der überschaubaren Wachstums-Periode tritt eine Verdreifachung der Pygidium-Größe ein. Die ontogenetischen Veränderungen sind weniger auffällig als bei den Cranidien; sie führen im Ergebnis aber doch zu einer merklichen Gestalts-Veränderung. In Tab. 6 sind die an Hand der Korrelations-Analysen gewonnenen Änderungen der Ratios dargestellt.

Es kommt also zu einer schwachen Verlängerung des Gesamt-Umrisses im Verhältnis zur Breite, außerdem zu einer schwachen Verlängerung der Rhachis gegenüber der Gesamt-Länge. Da sich die Rhachis jedoch in der gleichen Wachstums-Periode noch stärker verbreitert als verlängert, erscheint ihre Gesamt-Gestalt nicht verlängert. Insgesamt haben sowohl die Pygidium-Verlängerung als auch die Rhachis-Verbreiterung eine Verschmälerung der Pleural-Regionen zur Folge, was an Abb. 18a, 19 und 20 im Vergleich mit Abb. 17 deutlich zu erkennen ist.

Tabelle 6.

Die Proportions-Änderungen der korrelierten Merkmalspaare an den Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp., ausgedrückt durch die Änderung der Ratio x : y.

Korreliertes Merkmalspaar			Ratio x : y	
x	:	y	Kleine Form	Große Form
Pygidium-Breite	:	Pygidium-Länge	1·50	1·35
Pygidium-Länge	:	Rhachis-Länge	1·43	1·38
Pygidium-Breite	:	Rhachis-Breite	4·56	2·37[4])
Rhachis-Länge	:	Rhachis-Breite	1·67	1·30

Die Anzahl der Rhachis-Ringe und der Pleural-Rippen bleibt konstant. Nur das kleinste Exemplar unterschreitet mit 5 Rippen-Paaren und 6 Ringen die Normal-Ausbildung (Abb. 17) und hat noch nicht die volle Segment-Anzahl erreicht. Ebenso wie bei den Cranidien scheint sich auch bei den Pygidien die Ausbildung der Schalen-Skulptur erst im Verlauf der postlarvalen Entwicklung einzustellen; die kleinsten Exemplare sind glatt. Der Rand-Saum ist bei den kleinen Pygidien etwas breiter als bei den voll erwachsenen (die Rhachis ist relativ kürzer); er ist deutlicher von der berippten Pleural-Region abgesetzt und weniger stark konvex nach unten gebogen. Die Rhachis-Wölbung und ebenso die Pleural-Wölbung sind wesentlich geringer als bei den großen Exemplaren; der gesamte Panzer ist mehr abgeflacht. Der unterschiedliche Bau der Vorder- und Hinter-Äste der Rippen ist weniger auffällig; die Rhachis-Leiste ist zunächst nur schwach angedeutet. Bei den mittelgroßen Exemplaren liegen bereits völlig gleiche Verhältnisse vor wie bei den großen, und wegen der starken individuellen Variabilität können in diesem Größen-Bereich genauere Einzelheiten nicht weiter verfolgt werden.

Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M.

Diese Pygidien gehören alle dem kleinen Größen-Bereich an, wie aus den Korrelations-Darstellungen hervorgeht (Abb. 27a-d). In ihren Proportionen fügen sie sich völlig dem *belgica*-Kreis ein. Jedoch gibt es zwischen ihnen wie auch im Bereich unterhalb ihrer Größe echte *belgica*-Pygidien mit 7 Ringen und 6 Rippen-Paaren, so daß sie nicht als deren Jugend-Formen angesehen werden können. Das ist auch aus einem anderen Grunde unwahrscheinlich: Es müßte in diesem Falle während der Ontogenie eine Reduktion der Segment- und Rippen-Anzahl eingetreten sein, wie das Kaufmann (1933) bei Arten von *Olenus* zeigen konnte. Bei *C. (B.) belgica* liegt jedoch im untersuchten Größen-Bereich Segment-Konstanz vor, und die Formen mit größerer Ring- und Rippen-Anzahl sind kein obligates Durchgangs-Stadium, sondern eine Nebenlinie, vielleicht nur Mutanten. *C. (B.)* sp. M sollte man auch unter

[4]) Dieser Wert für die Rhachis-Verbreiterung ist wahrscheinlich zu hoch, weil vertikale Zusammenpressung bei älteren, hoch gewölbten Exemplaren stärker in Erscheinung tritt als bei kleineren Stücken und weil der dadurch bedingte Fehler sich somit ständig vergrößert.

den mittelgroßen und großen Pygidien erwarten; auffälligerweise fehlen sie aber in diesem Größen-Bereich. Somit bleibt wohl nur die Erklärung, daß *C. (B.)* sp. M die Größe der vorliegenden Exemplare nicht überschreitet, daß also mit der Segment-Vermehrung möglicherweise eine Größen-Reduktion genetisch gekoppelt ist.

Die Beziehungen zu den oberdevonischen Arten von *C. (Waribole)* sind innerhalb des insgesamt belegten ontogenetischen Bereiches bei den kleinen Pygidien mit ihrem breiten Saum, dem weniger auffälligen Unterschied zwischen Vorder- und Hinter-Ästen der Rippen und der hinten weniger scharf abgesetzten Rhachis deutlicher als bei den adulten Exemplaren. Vor allem die als *C. (Belgibole)* sp. M bezeichneten Varianten zeigen durch ihren schlankeren, weniger gedrungenen Bau größere Ähnlichkeit mit *C. (Waribole)* als die typischen *belgica*-Pygidien. Insgesamt ist aber die Kluft zwischen *C. (Belgibole)* und *C. (Waribole)* groß, und nähere Beziehungen zu einer bestimmten *C. (Waribole)*-Art sind nicht erkennbar.

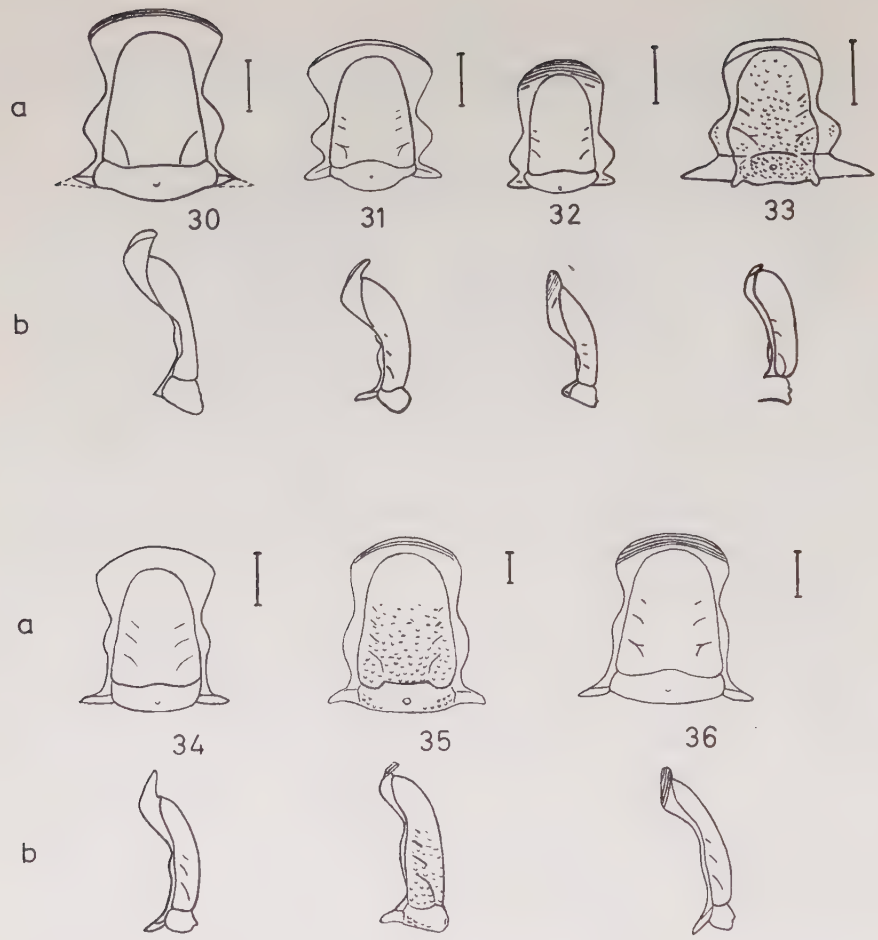
4. Beziehungen zu anderen Subgenera von *Cyrtosymbole*.

Cranidium.

C. (Belgibole) zeigt — wie bereits mehrfach erwähnt — unter allen Untergattungen von *Cyrtosymbole* die meisten Beziehungen zu *C. (Waribole)* in der Form des Cranidiums und im Verlauf der Facial-Sutur; das gilt besonders für ihre Jugend-Formen. Jedoch sind der gerade Hinter-Ast der Facial-Sutur, die Lage von ε vor der Occipital-Furche, die geringe Krümmung des Augen-Deckels und der große Abstand γ-ε Merkmale, welche die adulten Tiere scharf von *C. (Waribole)* scheiden, wenn man für *C. (Waribole)* die Definition von Rud. & E. Richter (1951: 231) zugrunde legt. Auch die mehr subzylindrische, hoch gewölbte Glabella und die starke seitliche Verschmälerung des Occipital-Ringes sind Unterscheidungs-Merkmale gegenüber *C. (Waribole)*, wenngleich das eine oder das andere dieser Merkmale gesondert auch bei unterkarbonischen *C. (Waribole)*-Arten auftreten kann, z. B. die schwache Verschmälerung des Occipital-Ringes bei *C. (W.) abruptirhachis* Rud. & E. Richter 1951 oder die Hochwölbung der Glabella bei *C. librovitchi* V. N. Weber 1937.

Der gerade Verlauf des Hinter-Astes der Facial-Sutur führt zu einer gewissen Ähnlichkeit mit *C. (Macrobole)*. Die Entwicklung des Hinter-Astes vollzieht sich bei beiden Subgenera jedoch auf unterschiedliche Weise (siehe S. 238). Die Sehfläche ist bei *C. (Belgibole)* nicht reduziert, der Augen-Deckel nicht verkleinert. Auch in der Höhe der Glabella und im Bau des Pygidiums bestehen keine Vergleichs-Möglichkeiten mit *C. (Macrobole)*. Die in Abb. 30-36 dargestellten Cranidien wichtiger oberdevonischer und unterkarbonischer *Cyrtosymbole*-Arten lassen die Unterschiede im Bau der Facial-Sutur zwischen *C. (Waribole)*, *C. (Macrobole)* und *C. (Belgibole)* erkennen.

Wie die postlarvale Ontogenie der Facial-Sutur zeigt, hat sich *C. (Belgibole)* aus dem *C. (Waribole)*-Kreis heraus entwickelt; ihr ontogenetisches Verhalten kann als Bestätigung der Haeckel'schen Regel aufgefaßt werden. Ein Anschluß an die *C. (Waribole)*-Arten der *Gattendorfia*-Stufe ist wenig wahrscheinlich,



weil bei diesen die sofortige Auswärtsbiegung der Facial-Sutur bei ε sehr deutlich ausgeprägt ist und weil keine andersartigen Tendenzen erkennbar sind. Nähere Beziehungen scheinen aber zu dem „*C. (Waribole)*"-Komplex des Devons zu bestehen, den Rud. & E. Richter 1926 beschrieben haben und in dessen recht heterogenem Material auch bezüglich der Gestalt des Augen-Deckels Formen vorkommen, die an *C. (Belgibole)* anklingen [*C. (W.) beulensis* Rud. & E. Richter 1926]. Es erscheint deshalb wahrscheinlich, daß die 3 *Cyrtosymbole*-Subgenera des Unterkarbons — *C. (Waribole), C. (Belgibole)* und *C. (Macrobole)* — parallele Entwicklungs-Äste sind, die im „*C. (Waribole)*"-Kreis des Oberdevons wurzeln, von dort aus einen unterschiedlichen Weg in der Ausbildung der Facial-Sutur beschritten haben und im Unterkarbon als getrennte Linien nebeneinander stehen.

Abb. 30-36. Schematische Darstellung der Cranidien verschiedener *Cyrtosymbole*-Arten in a) Dorsal-Ansicht und b) Seiten-Ansicht. — Die Strecke rechts neben jedem Cranidium gibt die Größe des betreffenden Stückes bzw. die Durchschnitts-Größe der Art an.

30. *Cyrtosymbole (Waribole) warsteinensis* Rud. & E. Richter 1926. Subgenerotypus. (Nach Rud. & E. Richter 1926.) — Oberdevon VI.
31. *Cyrtosymbole (Waribole) abruptirhachis* Rud. & E. Richter 1951. (Nach Rud. & E. Richter 1951.) — Unterkarbon I.
32. *Cyrtosymbole (Waribole) porteri* R. Goldring 1955. (Nach R. Goldring 1955.) — Unterkarbon I.
33. *Cyrtosymbole librovitchi* V. N. Weber 1937. (Nach V. N. Weber 1937.) — Unterkarbon.
34. *Cyrtosymbole (Macrobole) drewerensis drewerensis* Rud. & E. Richter 1951. Subgenerotypus. (Nach Rud. & E. Richter 1951.) — Unterkarbon I.
35. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. Subgenerotypus. (Nach Original.) — Unterkarbon II.
36. *Cyrtosymbole (Macrobole) blax* Rud. & E. Richter 1951. (Nach Rud. & E. Richter 1951.) — Unterkarbon I.

←

Pygidium.

Durch die Kürze und Höhe der Rhachis und durch den unterschiedlichen Bau der vorderen und hinteren Rippen-Äste ist das Pygidium von *C. (Belgibole)* sehr auffällig und gut charakterisiert. Gegenüber den normalen *C. (Waribole)*-Pygidien aus dem Unterkarbon erscheint es stark abgewandelt: Es hat weniger Segmente als diese; die Rhachis ist kürzer und plumper; eine Rhachis-Leiste schiebt sich ein. Dennoch kann auch hier an einen phyletischen Zusammenhang mit oberdevonischen *C. (Waribole)*-Arten gedacht werden. Unter diesen gibt es mehrere Arten mit einer kurzen, segment-armen Rhachis: *C. (W.) warsteinensis* Rud. & E. Richter 1926, *C. (W.) avita* (Rud. & E. Richter 1919) und *C. (W.) beulensis* Rud. & E. Richter 1926 mit je 8+1 Ringen und 4 Rippen-Paaren. Allerdings sind bei diesen die Vorder- und Hinter-Äste der Rippen gleichartig entwickelt. Die Rippen sind kurz und enden in Höhe des Rhachis-Endes; infolgedessen erscheint die Rhachis gegenüber den Rippen nicht verkürzt. Bei den unterkarbonischen Arten von *C. (Waribole)* besteht Tendenz zur Rhachis-Verlängerung und Segment-Vermehrung: *C. (W.) abruptirhachis* Rud. & E. Richter 1951 mit 8 Ringen und 5 Rippen-Paaren, *C. (W.) baiburensis* V. N. Weber 1937 mit 9 Ringen und 5-6 Rippen-Paaren, *C. (W.) porteri* R. Goldring 1955 mit 12 Ringen und 8+1 Rippen-Paaren, *C. librovitchi* V. N. Weber 1937 mit 12 Ringen und 9 Rippen-Paaren; auch bei diesen Arten erstreckt sich die Rhachis bis zum Rand-Saum. Bei *C. (Belgibole)* hingegen ist die Rhachis gegenüber den Rippen verkürzt; sie endet deutlich vor Beginn des Saumes, und der Abschnitt zwischen dem Rhachis-Ende und dem Saum wird von der Rhachis-Leiste eingenommen. *C. (Belgibole)* schlägt somit auch in der Entwicklung der Pygidien einen anderen Weg ein als die unterkarbonischen *C. (Waribole)*-Arten. Den sehr unterschiedlichen Bau der vorderen und hinteren Rippen-Äste findet man bei der Mehrzahl der *C. (Waribole)*-Arten nicht; in

abgeschwächter Form zeigen ihn jedoch z. B. *C. (W.) abruptirhachis* und *C. (W.) porteri,* so daß diesem Merkmal keine wesentliche diagnostische Bedeutung zukommt. In ähnlicher Weise verkürzt wie bei *C. (Belgibole)* ist die Rhachis — soweit dem Verfasser bekannt — bei dem in Frage kommenden Verwandtschaftskreis nur bei zwei von V. N. Weber (1937) beschriebenen russischen *Cyrtosymbole*-Arten: *Cyrtosymbole librovitchi* var. *latilimbata* und *Phillipsia (Cyrtosymbole ?)* sp. Nr. 1. Jedoch geben die veröffentlichten Abbildungen keinen Aufschluß über die subgenerische Zugehörigkeit dieser Pygidien, zumal die zugehörigen Cranidien in andere Richtung verweisen bzw. gar nicht bekannt sind. Jedoch wäre allein nach den Pygidien zu urteilen eine Verwandtschaft mit *C. (Belgibole)* nicht ausgeschlossen.

Differential-Diagnose für *C. (Belgibole)* gegenüber *C. (Waribole).*

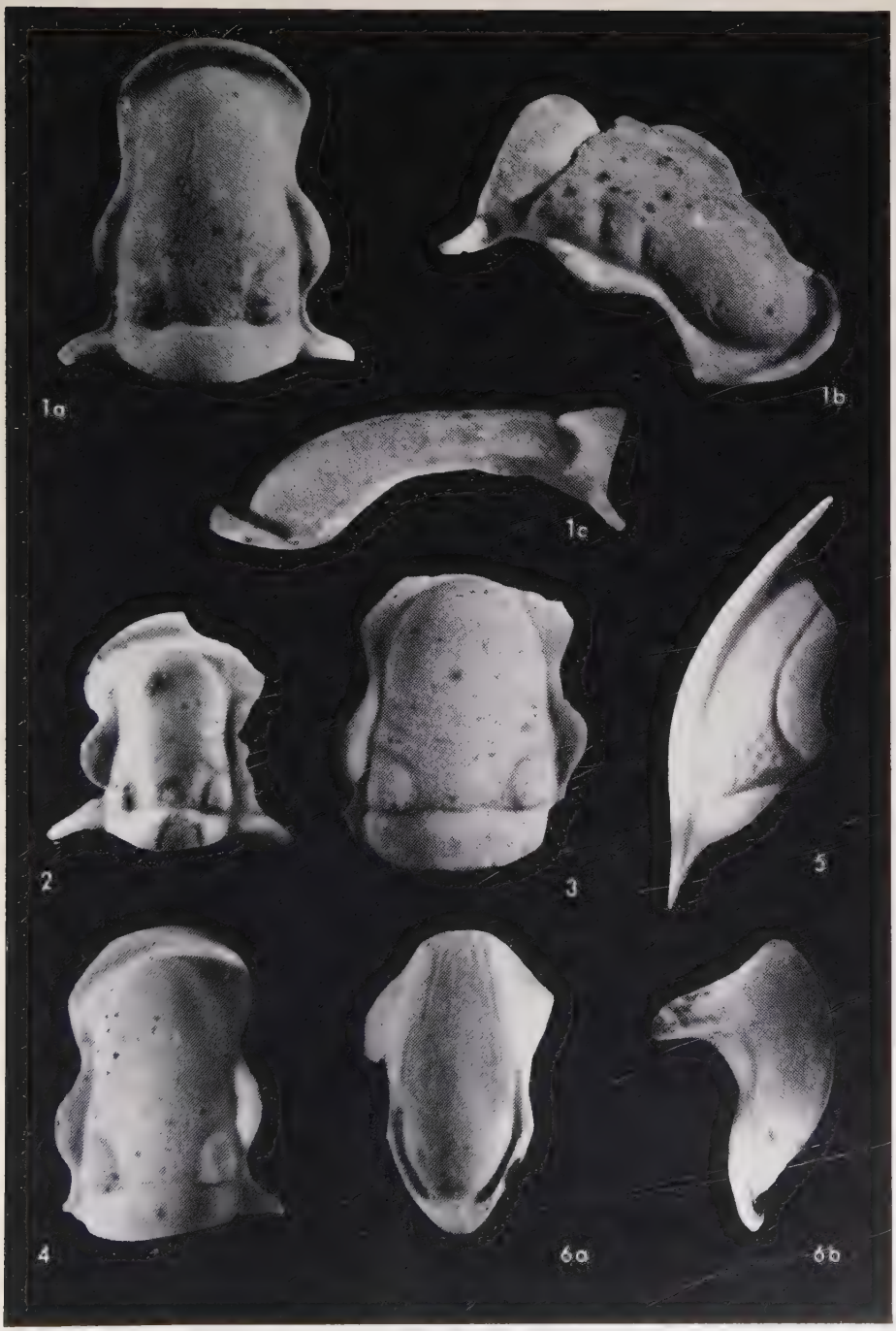
Cyrtosymbole (Belgibole) läßt sich von *Cyrtosymbole (Waribole)* unterscheiden durch den langen, schmalen Augen-Deckel und durch den kurzen, geraden Hinter-Ast der Facial-Sutur am Cranidium; außerdem durch die kurze, segment-arme Rhachis, die den Rand-Saum nicht erreicht, gekoppelt mit dem sehr unterschiedlichen Bau der Rippen-Äste auf dem Pygidium; Glabella und Rhachis sind höher gewölbt als bei den meisten *C. (Waribole)*-Arten.

Tafel 37.

Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe; Modave, E-Belgien.

Fig. 1-6. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Alle Stücke beschalt.

1. Großes Cranidium, Holotypus, SMF 16905; ×12½.
   a) Dorsal-Ansicht.
   b) Ansicht schräg von vorn oben.
   c) Seiten-Ansicht.
2. Kleines Cranidium, SMF 16899; ×18½.
3. Mittelgroßes, breites Cranidium, SMF 16903_1; ×16.
4. Mittelgroßes, schlankes Cranidium, SMF 16902; ×14½.
5. Freiwange, SMF 16911; ×14½.
6. Hypostom, SMF 16914; ×16.
   a) Ventral-Ansicht.
   b) Seiten-Ansicht.



G. Hahn: Trilobiten aus dem Kohlenkalk Belgiens. 1: *Cyrtosymbole (Belgibole).*

Tafel 38.

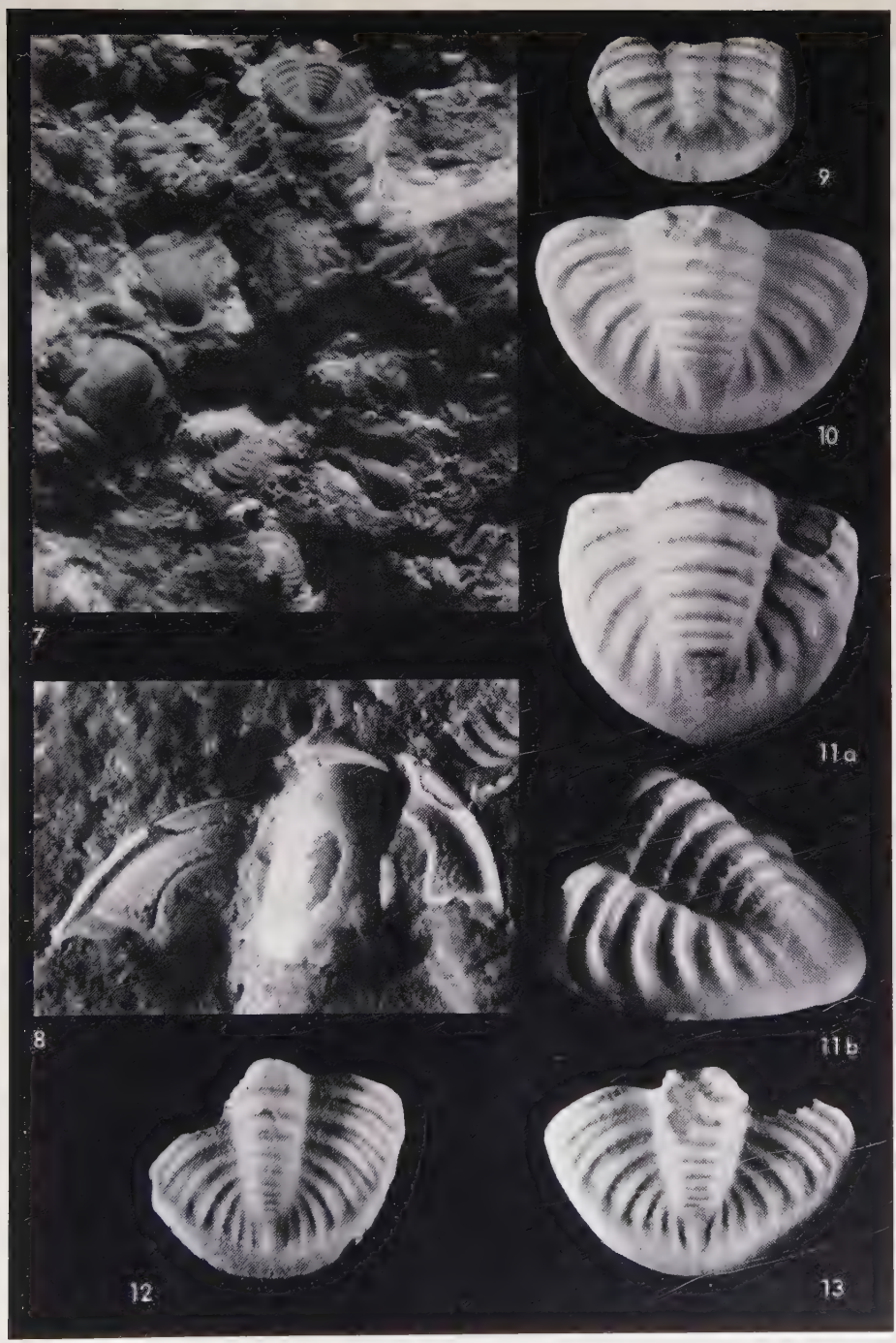
Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe; Modave, E-Belgien.

Fig. 7-11. *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Alle Stücke beschalt.

7. Ausschnitt aus einem Gesteinsblock mit zahlreichen Resten von *C. (B.) belgica* in verschiedenartiger Lage, SMF 16897a; ×8½.
8. Cephalon, SMF 16906; ×15. — Der Zusammenhang zwischen Cranidium und Freiwangen ist deutlich.
9. Kleines Pygidium, SMF 16919; ×24.
10. Mittelgroßes, breites Pygidium, SMF 16922; ×16.
11. Mittelgroßes, schlankes Pygidium, SMF 16921; ×16.
    a) Dorsal-Ansicht.
    b) Ansicht schräg von hinten.

Fig. 12-13. *Cyrtosymbole (Belgibole)* sp. M. — Alle Stücke beschalt.

12. Pygidium, SMF 16932; ×18. — 9 Rhachis-Ringe, 9 pleurale Rippen-Paare [sp. M_2].
13. Pygidium, SMF 16930; ×18. — 8 Rhachis-Ringe, 7 pleurale Rippen-Paare [sp. M_1].



G. Hahn: Trilobiten aus dem Kohlenkalk Belgiens. 1: *Cyrtosymbole (Belgibole).*

Schriften.

Beckmann, H.: Zur Ontogenie der Sehfläche großäugiger Phacopiden. — Paläont. Z., **24** (3/4): 126-141, Taf. 10, 16 Abb.; Stuttgart 1951.

Bright, R. C.: A paleoecologic and biometric study of the Middle Cambrian trilobite *Elrathia kingii* (Meek). — J. Paleont., **33** (1): 83-98, Taf. 17-18, 8 Abb., 2 Tab.; Menasha/Wisc. 1959.

Chlupáč, I.: The new Lower Carboniferous fauna from the vicinity of Hranice in Moravia. — Sborn. ustředn. Ústav. geol., **24**: 279-312, Taf. 40-43, 5 Abb.; Prag 1958.

Goldring, R.: The Upper Devonian and Lower Carboniferous trilobites of the Pilton beds in N. Devon, with an appendix on goniatites of the Pilton beds. — Senck. leth., **36** (1/2): 27-48, Taf. 1-2, 7 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1955.

Kaufmann, R.: Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der Oberkambrischen Trilobitengattung *Olenus* Dalm. — Abh. geol.-palaeont. Inst. Greifswald, **10**: 1-54, 19 Abb., 16 Tab.; Greifswald 1933.

Richter, Rud.: Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. II. Oberdevonische Proetiden. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **31**: 341-393, Taf. 22-23; Frankfurt am Main 1913.

Richter, Rud. & E.: Die Trilobiten des Oberdevons. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. IV. — Abh. preuß. geol. Landesanstalt, **99**: 1-314, Taf. 1-12, 18 Abb.; Berlin 1926.

— — —: Der Beginn des Karbons im Wechsel der Trilobiten. — Senckenbergiana, **32**: 219-266, Taf. 1-5, 10 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1951.

Shaw, A. B.: Quantitative trilobite studies I. The statistical description of trilobites. — J. Paleont., **30**: 1209-1224, 2 Abb., 9 Tab.; Menasha/Wisc. 1956.

— — —: Quantitative trilobite studies II. Measurement of the dorsal shell of non-agnostidean trilobites. — J. Paleont., **31**: 193-207, 13 Abb.; Menasha/Wisc. 1957.

— — —: Quantitative trilobite studies III. *Proliostracus strenuelliformis* Poulsen, 1932. — J. Paleont., **33**: 474-487, 15 Abb., 3 Tab.; Menasha/Wisc. 1959.

Treatise on invertebrate paleontology. — O, Arthropoda 1 (Trilobitomorpha) [editor: R. C. Moore]: I-XIX, 1-560, 415 Abb.; Lawrence/Kansas (Univ. Kansas Press, Geol. Soc. Amer.) 1959.

Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. — 3. Auflage: I-XII, 1-466, 92 Abb., 76 Tab., 18 statistische Taf.; Jena (VEB Gustav Fischer) 1957.

Weber, V. N.: Trilobites of the Carboniferous and Permian system of the U.S.S.R., 1, Carboniferous trilobites. — Paleont. U.S.S.R. Monogr., **71**: 1-159, 11 Taf., 78 Abb.; Moskau und Leningrad 1937.

Whittington, H. B.: The ontogeny of trilobites. — Biol. Rev., **32**: 421-469, 29 Abb.; Cambridge/Mass. 1957.

Senck. leth. | 45 | (5) | 347—379 | Frankfurt am Main, 3. 8. 1964

Trilobiten der unteren *Pericyclus*-Stufe (Unterkarbon) aus dem Kohlenkalk Belgiens.

Teil 2: Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964 und von *Piltonia kuehnei* n. sp.*).

Gerhard Hahn,
Geologisch-Paläontologisches Institut der Freien Universität Berlin.

Tafel 32-33, Abbildung 1-7, Tabelle 1-7.

Übersicht.

Von *Brachymetopus maccoyi* (Portlock 1843) wird eine neue Unterart beschrieben, *B. m. spinosus*. Die Veränderlichkeit einzelner morphologischer Merkmale im Verlauf der postlarvalen Ontogenie wird untersucht und die systematische Verwertbarkeit der Merkmale erörtert. Auf Grund der Beobachtungen über die postlarvale Ontogenie von *B. m. spinosus* ist die Unterscheidung zweier Untergattungen — *B. (Brachymetopus)* McCoy 1847 und *B. (Brachymetopina)* Reed 1903 — nicht mehr vertretbar. — Die *Piltonia*-Funde werden als neue Art *P. kuehnei* beschrieben und die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den anderen west- und mitteleuropäischen Arten — *P. salteri* Goldring 1955, *P. fryi* Goldring 1958, *P. krasensis* Chlupáč 1961 — besprochen. *P. kuehnei* liegt in zwei Unterarten vor, *P. k. kuehnei* (Fundpunkt Modave) und *P. k. antoingensis* (Fundpunkt Antoing).

Inhalt.

Familie Brachymetopidae Prantl & Přibyl 1950 348
Brachymetopus McCoy 1847 348
Brachymetopus maccoyi (Portlock 1843) 348
Brachymetopus maccoyi spinosus Hahn 1964 348
Beziehungen zwischen *B. maccoyi spinosus* und den anderen Unterarten von *B. maccoyi* 360
Familie Phillipsiidae Oehlert 1886 362
Piltonia R. Goldring 1955 362
Piltonia kuehnei n. sp. 363
Piltonia kuehnei kuehnei n. ssp. 363
Piltonia kuehnei antoingensis n. ssp. 367
Beziehungen zwischen *P. kuehnei* und den anderen W-europäischen *Piltonia*-Arten 374
Schriften 375

*) Teil 1: Senck. leth., 44 (3): 209-249; Frankfurt am Main 1963.

Familie Brachymetopidae Prantl & Přibyl 1950.

Brachymetopus McCoy 1847.

Typus-Art: *Phillipsia maccoyi* Portlock 1843.

Brachymetopus maccoyi (Portlock 1843).

v* 1843 *Phillipsia maccoyi* Portlock, rep. geol. Londonderry: 309, Taf. 11 Fig. 6.

Diagnose: Siehe Hahn 1964a: 154.

Brachymetopus maccoyi maccoyi (Portlock 1843).

Diagnose: Siehe Hahn 1964a: 154.
Beziehungen: Siehe S. 360-362 und Hahn 1964a: 160-161.

Brachymetopus maccoyi spinosus Hahn 1964.

Taf. 32; Abb. 1-6.

v* 1964 *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn, Revision *Brachymetopus maccoyi:* 157-160, Taf. 20 Fig. 1-6 [Hahn 1964a].
v• 1964 *Brachymetopus maccoyi spinosus.* — Hahn, *Brachymetopus* Etroeungt Unter-Karbon: 173-174, Abb. 3 [Hahn 1964b].

Derivatio nominis: spinosus (lat.) = bestachelt, um die besonders bei den kleinen Pygidien häufige Verlängerung einzelner Höcker in lange, gebogene Stacheln zum Ausdruck zu bringen.
Holotypus: Cephalon SMF 16935; Taf. 32 Fig. 2.
Stratum typicum: Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe, Kohlenkalk, hellgraue Mergelkalke.
Locus typicus: Modave bei Huy, E-Belgien.
Paratypoide: 47 Cephala, 45 Pygidien, 2 isolierte Thorax-Segmente (SMF 16933-16934, 16936-16952, SMF 17970; die übrigen Stücke: Geol.-Paläontol. Inst. Freie Univ. Berlin).
Geographische Verbreitung: Belgien, Deutschland.

Diagnose. — Eine Unterart von *Brachymetopus maccoyi* mit folgenden Besonderheiten. — Cephalon: Umriß gerundet dreieckig. Saum mit einer Höcker-Reihe besetzt, 2 größere Höcker durch je 2-4 kleinere voneinander getrennt. Glabella halb so lang wie das Cephalon, nicht ganz so breit wie ein Wangen-Feld ohne Saum. — Pygidium: Rhachis mit 10-17 Ringen, Pleuren mit je 9 Rippen. Starke morphologische Änderungen im Verlauf der postlarvalen Ontogenie: Zunahme der Anzahl der Rhachis-Ringe, völlige Rückbildung der in der Jugend vorhandenen Marginal-Stacheln im Verlauf des Wachstums. — Skulptur: Glabella, Wangen, Präglabellar-Region, Rhachis-Ringe und Vorder-Äste der Rippen mit Höckern besetzt, Höcker auf dem Pygidium zum Teil zu Stacheln ausgezogen. Rückbildung der Skulptur im Verlauf der postlarvalen Ontogenie.

Beschreibung.

Cephalon (Holotypus SMF 16935).

Maße: Gesamt-Länge = 7·1 mm; Länge ohne Wangen-Stacheln = 4·4 mm; Länge des Präglabellar-Raumes = 1·8 mm; Glabella-Länge = 2·1 mm; Länge des Occipital-Ringes = 0·5 mm; Augen-Länge = 1·5 mm; Gesamt-Breite = 7·5 mm; Glabella-Breite = 2·1 mm; Höhe (am Occipital-Ring) = 2·5 mm; Höhe (am Glabella-Vorderrand) = 1·3 mm.

Seiten-Ansicht (Taf. 32 Fig. 2b; Abb. 1c): Außen-Saum horizontal. Äußeres Drittel des Präglabellar-Feldes und der Wangen unskulptiert, sanft ansteigend; innerer Präglabellar- und Wangen-Anteil mit Höckern besetzt, steil aufsteigend. Glabella auf halber Cephalon-Höhe beginnend, bogenförmig bis zur Occipital-Furche ansteigend. Occipital-Furche tief eingesenkt. Occipital-Ring die Glabella überragend. Augen-Hügel die halbe Glabella-Höhe erreichend; Augen-Oberfläche kurz vor dem hinteren Abfall am höchsten, von dort nach vorn flacher werdend; vorn weniger steil zur Basis abfallend als hinten. Wangen-Stachel in der Ebene des Außen-Saumes. Hintersaum-Furche deutlich. — Stirn-Ansicht (Abb. 1b): Wangen vom Außen-Saum her erst sanft, dann steil bis zur Basis der Augen-Hügel ansteigend. Seh-Fläche außen steil ansteigend; Augen-Deckel sanft gegen die Glabella geneigt. Glabella zungenartig zwischen den Augen-Hügeln vorragend; Glabella-Vorderrand etwas tiefer gelegen als die Basis der Augen-Hügel. Occipital-Ring als Halbkreis hinter der Glabella hervortretend. Präoccipital-Loben (L 1, 1 p) deutlich. — Dorsal-Ansicht (Taf. 32 Fig. 2a; Abb. 1a): Cephalon im Umriß schwach gerundet dreieckig, vorn abgestumpft. Glabella halb so lang wie das Cephalon (ohne Wangen-Stacheln), im Bereich der Präoccipital-Loben (L1, 1p) etwa so breit wie lang. Nur ein Paar tief eingeschnittene, bis zum Occipital-Ring durchlaufende, jederseits einen Präoccipital-Lobus (L1, 1p) aus der Glabella herausschneidende Glabellar-Furchen (S1, 1p) vorhanden. — Präoccipital-Loben seitlich merkbar vorspringend. Dorsal-Furchen vor den Präoccipital-Loben nur schwach konvergierend, annähernd parallel zueinander verlaufend; im vorderen Glabella-Drittel Dorsal-Furche jederseits schwach in die Glabella einschneidend, diese zungenartig verschmälernd. Glabella vorn stumpf dreieckig begrenzt; Dreiecks-Bildung sehr deutlich. Dorsal-Furchen deutlich, Präglabellar-Furche weniger deutlich ausgeprägt. — Occipital-Furche tief eingeschnitten, hinter den Präoccipital-Loben zurückspringend und in den Occipital-Ring eingreifend; Occipital-Ring infolgedessen in der Mitte breiter als an den Seiten. Augen-Hügel $^2/_3$ so lang wie die Glabella. Umriß der Seh-Fläche nierenförmig. Ocellen beim Holotypus nicht mehr vorhanden; bei anderen Exemplaren aber zum Teil sehr gut erhaltene, sehr kleine, zu mehreren hundert je Auge in Schrägzeilen angeordnete Ocellen. (Beim Holotypus rechter Augen-Deckel vorn weggebrochen, Schale stellenweise beschädigt.) Augen im inneren Drittel des Wangen-Feldes gelegen, der Glabella stark genähert. Augen-Hügel auf der Außen-Seite an der Basis durch eine seichte Furche vom Wangen-Feld abgesetzt. Augen auf einem Sockel sitzend, mit guten Sicht-Möglichkeiten nach oben, außen, vorn und hinten. — Facial-Sutur auf der Dorsal-Seite nicht erhalten. Wangen- und Präglabellar-Feld außen und vorn durch eine Saum-Furche, hinten durch die Hintersaum-Furche begrenzt. Äußeres Drittel bis Viertel des Wangen- und Präglabellar-Feldes unskulptiert,

als deutliches glattes Band vom inneren, skulptierten Teil abgesetzt. Außen-Saum breit, durch die Saum-Furche vom glatten Abschnitt des Wangen- und Präglabellar-Feldes getrennt. Außen-Saum nach hinten in den Wangen-Stachel übergehend. Wangen-Stachel so lang wie die Glabella, Saum-Furche bis fast zur Spitze des Wangen-Stachels verlaufend. Hintersaum-Furche deutlich. — Skulptur: Innerer Teil des Wangen- und Präglabellar-Feldes dicht mit gleichgroßen Höckern besetzt; ein größerer Höcker zwischen dem Augen-Vorderrand und der Glabella jederseits undeutlich wahrnehmbar (bei kleinen Exemplaren sehr deutlich ausgebildet). Skulptur auf der Glabella, auf den Präoccipital-Loben (L1, 1p), auf dem Occipital-Ring und auf dem Hinter-Saum undeutlicher oder fehlend (in Abb. 1a auf Grund von besser skulptierten Exemplaren ergänzt). Occipital-Ring beim Holotypus ohne vergrößertes Nacken-Knötchen, Außen-Saum mit einer Höcker-Reihe besetzt; zwei größere Höcker durch je 2-4 kleinere Höcker voneinander getrennt. — Das Cephalon des Holotypus ist schwach verdrückt. — Umschlag (Taf. 32 Fig. 3; Abb. 1d): Der Umschlag kann beim Holotypus nicht untersucht werden. Im Wangen-Bereich liegt er bei den Exemplaren SMF 16938 und SMF 16939 vor, für die Präglabellar- und Wangen-Gegend konnte er bei Exemplar SMF 16940 durch Entfernung der Schale und Beobachtung des Abdruckes auf der darunter liegenden Matrix gewonnen werden. Die auf der Dorsal-Seite restlos verschwundene Facial-Sutur ist auf dem Umschlag noch vorhanden (α — r — ω in Abb. 1d); diese Naht beeinflußt den Verlauf der Terrassen-Linien. Es läßt sich somit der Freiwangen-Anteil vom Cranidium-Anteil unterscheiden: Der Freiwangen-Anteil umfaßt den Wangen-Stachel; die Anlage ist also opisthopar. Die Naht-Linie beginnt hinten etwas adaxial vom Wangen-Stachel (ω), wendet sich im Bogen nach vorn und endet vor dem Auge am Außen-Rand (α). Auf der Dorsal-Seite der Schale läßt sie sich nicht weiter verfolgen. Der Freiwangen-Anteil beginnt also hinten breit, verschmälert sich nach vorn und endet querab vor dem Auge. Seine Terrassen-Linien stoßen von hinten kommend gegen die Naht und endigen dort zum Teil. Der Cranidial-Anteil des Umschlags verbreitert sich in umgekehrter Richtung von hinten nach vorn; er endet vor ω. Am Innen-Rand ist auf der linken Seite von SMF 16940 die vordere Begrenzung des Hypostoms undeutlich markiert. Die Terrassen-Linien des cranidialen Umschlags stoßen nicht gegen die Naht; sie verlaufen vielmehr parallel zu dieser, somit beide Abschnitte des Umschlages deutlich voneinander trennend. Dieser Bau der Ventral-Seite ist ähnlich wie bei *Australosutura* Amos & Campbell & Goldring 1960 (Amos & Campbell & Goldring 1960: 233, Abb. 2). Bei dieser Gattung sind die beiden Punkte r_1 und r_2 durch eine Sutur verbunden, so daß der „Cranidial-Anteil" des Umschlages in zwei Abschnitte zerfällt: einen Festwangen-Anteil (= Präglabellar-Anteil; α_1 — r_1 — r_2 — α_2) und eine große Innen-Platte (ω_1 — r_1 — r_2 — ω_2), die von Amos & Campbell & Goldring als Rostrum gedeutet wird. Bei *Brachymetopus maccoyi spinosus* ist diese Sutur r_1—r_2 nicht zu beobachten (Abb. 1d); der gesamte Cranidial-Anteil der Ventral-Seite (ω_1 — r_1 — α_1 — α_2 — r_2 — ω_2) ist eine einheitliche Platte; Festwangen-Anteil und Rostrum sind verschmolzen. Vom „ptychopariiden Bautyp" der Ventral-Seite („Treatise on Invertebrate Paleontology", part O : 64, Fig. 48E) — dem die Proetacea allgemein angehören — sind *Australosutura* und *Brachymetopus* durch die Erstreckung der Rostral-Platte bis annähernd zum Punkte ω nach

hinten und durch die dadurch bedingte Trennung der Freiwangen vom Hypostom sehr merklich verschieden. Sie stellen einen selbständigen Typ dar. Eine ähnliche großflächige Erstreckung der Rostral-Platte findet man schon bei Olenellina, die allerdings in keinen näheren Zusammenhang mit den Brachymetopidae gebracht werden können.

Hypostom: Nicht bekannt.

Thoracal-Segmente (SMF 17970).

Maße: Segment-Länge = 1 mm; Segment-Breite = 10 mm.

Es liegen von der Art nur zwei isolierte Thoracal-Segmente vor. Ihre Zugehörigkeit zu *Brachymetopus* ergibt sich aus der Größe, aus der relativen Breite zwischen Achsial-Ring und Pleuren und vor allem aus der Anordnung der Skulptur, die ähnlich wie auf dem vorderen Abschnitt des Pygidiums beschaffen ist, jedoch keine Stachel-Bildung erkennen läßt. Achsial-Ring median vorgebogen, artikulierender Halb-Ring annähernd so lang wie der erste Achsial-Ring, Pleuren schwach nach außen verbreitert, mit Quer-Furche, dem allgemeinen Typ der Proetacea entsprechend.

Pygidium (SMF 16946).

Maße: Gesamt-Länge = 4·2 mm; Rhachis-Länge = 3·3 mm; Gesamt-Breite vorn = 5·2 mm; Rhachis-Breite vorn = 1·8 mm; Gesamt-Höhe vorn = 1·8 mm; Rhachis-Höhe vorn = 0·8 mm.

Seiten-Ansicht (Abb. 2b): Rhachis lang und hoch, deutlich gegliedert, hinten mit stumpfem Abfall plötzlich endend. Vordere Rippen mit breiten, hohen Vorder-Ästen und schmalen, tiefer gelegenen Hinter-Ästen; Unterteilung der hinteren Rippen undeutlich. Rhachis und Pleuren etwa gleich hoch; Höhe der Pleuren hinten nur wenig geringer als vorn. — Vorder-Ansicht: Rhachis fast halbkreis-förmig gerundet. Pleuren-Verlauf adaxial annähernd horizontal, abaxial in gerundetem Bogen zum Rand-Saum abfallend. Dorsal-Furchen V-artig eingeschnitten. — Hinter-Ansicht: Rhachis-Ende stumpf und schmal, von den Pleuren deutlich abgesetzt. Hintere Rippen-Paare von der Dorsal-Furche aus sogleich zum Rand-Saum abfallend. Rand-Saum schmal, aber deutlich differenziert, terminal nicht unterbrochen. — Dorsal-Ansicht (Taf. 32 Fig. 6; Abb. 2a): Umriß gerundet, Quotient Breite : Länge $\approx 1{\cdot}2$. Rhachis vorn etwas schmaler als ein Pleural-Feld, nach hinten beträchtlich schmaler werdend; Rhachis-Ende stumpf-gerundet. Rhachis-Länge 80% der Pygidium-Länge erreichend. Rand-Saum schmal, deutlich ausgebildet. — Rhachis mit 15 Ringen und einem kurzen, ungegliederten Rhachis-Ende. Ringe ohne seitliche Längs-Eindrücke, hinten steil zur jeweils folgenden Rhachis-Furche abfallend; folgender Ring allmählich aus der Rhachis-Furche emporsteigend. Rhachis-Furchen zwischen den hinteren Ringen eng, aber noch erkennbar. Vorderste 3 Rhachis-Ringe von gleicher Länge, dahinter folgende Ringe in zunehmendem Maße schmaler werdend. Gelenkender Halb-Ring nicht ganz die Länge des ersten Rhachis-Ringes erreichend. — Pleuren mit 9 Rippen. Rippen-Vorderäste hoch und breit, Hinter-Äste schmal, tiefer liegend, den Rand-Saum nicht erreichend, nur auf den vorderen 5 Rippen deutlich ausgebildet. Vordere Rippen schwach, hintere stärker rückwärts gebogen. Rippen-Furchen schmal, auf den vorderen Rippen scharf eingekerbt, auf den hinteren Rippen undeutlich oder völlig verschwunden. Zwischen-Rippenfurchen seicht und breit, nur zwischen den vorde-

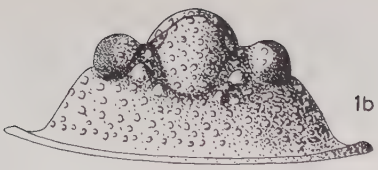
ren Rippen stellenweise grabenartig eingesenkt. Gelenkende Halb-Rippe als wenig nach vorn vorragendes schmales Band ausgebildet. — Skulptur: Jeder Rhachis-Ring mit 7 warzig bis dornig ausgebildeten Höckern besetzt; Anordnung der Höcker in einer Quer-Reihe; mittlerer Höcker am kräftigsten ausgebildet; zunehmende Verkleinerung der Höcker in Richtung auf die Dorsal-Furchen. Höcker der aufeinander folgenden Ringe in Längs-Reihen angeordnet. Höcker der Sagittal-Reihe unterschiedlich groß; Sagittal-Höcker des ersten, dritten, sechsten, neunten und eines der letzten Ringe in lange, hohle Stacheln ausgezogen; Stacheln meist abgerieben oder abgebrochen; ursprüngliche Gestalt jedoch aus Abdrücken anderer Exemplare sowie aus Exemplar SMF 16942 (Taf. 32 Fig. 4) direkt zu entnehmen. Höcker der äußeren Längs-Reihen gleichartig gebaut, von vorn nach hinten an Größe abnehmend, auf den letzten Ringen undeutlich ausgebildet. Vorder-Äste der Pleural-Rippen ebenfalls mit einer Quer-Reihe von Höckern besetzt; Anzahl der Höcker auf den vorderen Rippen 5, auf den hinteren 2-3; Größe und Form der Höcker unregelmäßig, meist stumpf-dornig, stellenweise aber auch stachel-artig (vor allem auf der ersten und sechsten Rippe jederseits einer). Äußerste Höcker jedes Rippen-Paares stumpf keulen-förmig gestaltet, die Rippen gegen den Saum abgrenzend. Rand-Saum frei von Skulptur, jedoch im Bereich der Rippen-Vorderäste schwach gewellt und dadurch eine undeutliche Fortsetzung der Rippen auf dem Saum anzeigend. Rippen-Hinteräste mit 1-2 kleinen, unregelmäßig angeordneten Höckern besetzt; Skulptur an diesen Stellen wesentlich schwächer als auf den Vorder-Ästen. — Umschlag (Abb. 2c): Umschlag schmal, mit mehreren Terrassen-Linien besetzt; äußere Terrassen-Linien kräftig ausgebildet, innere undeutlicher. Umschlag-Breite vorn 1/4 der Pleuren-Breite, hinten auf das Doppelte zunehmend, bis unter das Rhachis-Ende vorgreifend. Umschlag vorn im Querschnitt sogleich gegen die Dorsal-Schale hochbiegend, hinten zunächst parallel zur Auflagefläche in adaxialer Richtung verlaufend und dann fast rechtwinklig hochbiegend, somit einen kleinen Hohlraum zwischen Dorsal-Schale und Umschlag abteilend.

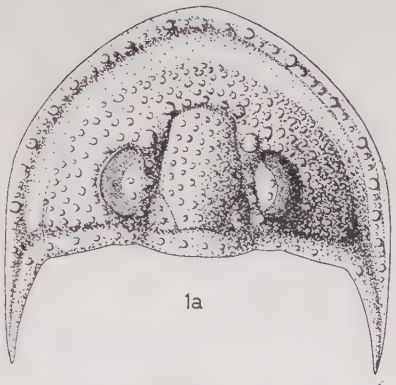
Variabilität.

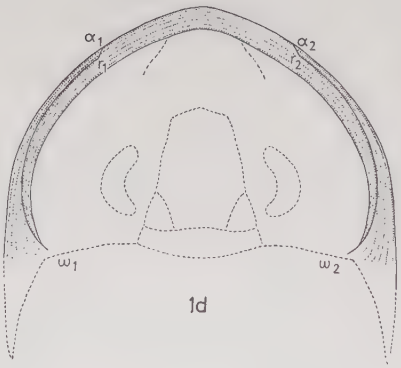
Zur Verdeutlichung der Variations-Breite und der ontogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Population wurden 3 Korrelations-Analysen nach dem bei *Cyrtosymbole (Belgibole)* erläuterten Verfahren (Hahn 1963: 210-212) an den Cephala und Pygidien vorgenommen; die Ergebnisse sind in Abb. 3a-c graphisch dargestellt; die Zahlenwerte sind in Tab. 2 zu finden.

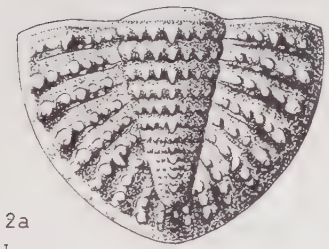
Cephala.

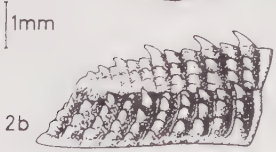
Die rund 50 Cephala ergeben eine postlarvale ontogenetische Entwicklungsreihe, die im nächsten Abschnitt ausführlicher behandelt wird. Innerhalb des gleichen Größen-Bereiches bestehen die wesentlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Cephala in der stärkeren oder schwächeren Ausbildung der Skulptur: Der ontogenetische Abbau der Skulptur macht sich bei einem Exemplar etwas früher, bei dem anderen etwas später bemerkbar. Andere Unterschiede — ein mehr gerundeter oder mehr spitzer Umriß, oder geringfügige Proportions-Unterschiede bei Einzelmerkmalen des Cephalons — dürften großenteils nur durch Deformation verursacht sein, denn derartig hoch gewölbte Cephala wie die von











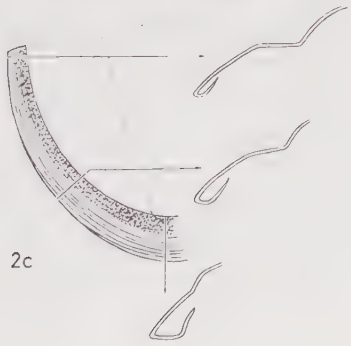


Abb. 1-2. *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964.

1. Cephalon (nach SMF 16933, 16935, 16936, 16940). — a) Dorsal-Ansicht (siehe Taf. 32 Fig. 1a, 2a). b) Stirn-Ansicht. c) Seiten-Ansicht (siehe Taf. 32 Fig. 2b). d) Ventral-Ansicht mit dem Verlauf der Facial-Sutur (α-r-ω; nach SMF 16940, siehe Taf. 32 Fig. 3).

2. Pygidium. — a) Dorsal-Ansicht (nach SMF 16944-16946, siehe Taf. 32 Fig. 6). b) Seiten-Ansicht (nach SMF 16944-16946, siehe Taf. 32 Fig. 4). c) Umschlag in Ventral-Ansicht mit drei Querschnitten (nach SMF 16950-16952).

Brachymetopus neigen stärker zur Zusammenpressung bei der Setzung des Gesteines als z. B. die flachen Cranidien von *Cyrtosymbole*. In gleicher Weise muß auch die teilweise recht erhebliche Streuung um die Regressionsgeraden in den graphischen Darstellungen gedeutet werden.

Pygidien.

Die Variabilität zwischen ungefähr gleich großen Pygidien (es sind hier die Exemplare von 5·0-7·5 mm Pygidium-Breite ausgewertet, siehe Abb. 3c) erstreckt sich auf die Anzahl der Rhachis-Ringe und auf die Ausprägung der Skulptur. In Tab. 1 sind die in den untersuchten Bereich gehörenden Pygidien und ihre morphologische Ausprägung — nach zunehmender Größe geordnet — zusammengestellt.

In der Skulptur tritt Verlängerung der Höcker zu Stacheln ganz unregelmäßig an verschiedenen Ringen und Rippen auf; selbst bei abgeriebenen Schalen sind solche Stellen an der bedeutend größeren Basis der betreffenden Höcker erkennbar. Sowohl die Größe der Stacheln als auch die der Höcker ist variabel; infolge von Übergängen zwischen beiden kann die Entscheidung, ob „Höcker" oder „Stachel", mitunter nur subjektiv getroffen werden. Auch die Form der kleineren Höcker variiert von plump gerundet bis zugespitzt.

Die Anzahl der Rhachis-Ringe beträgt bei den hier beschriebenen Stücken im Durchschnitt 15; jedoch gibt es auch Stücke mit 13, 14 oder 16 Ringen.

Unterschiedlich stark ist außerdem die Wellung des Außen-Saumes; sie ist zum Teil schattenhaft schwach, zum Teil aber auch deutlich. Schließlich ist auch der Umriß der Pygidien variabel. Neben breiten, gerundeten Pygidien gibt es solche mit einem mehr ovalen, schlankeren Umriß. Die Variation des Breiten/Längen-Verhältnisses läßt sich aus Abb. 3c entnehmen.

Postlarvale Ontogenie.

Cephala.

Im vorliegenden Material beträgt die Länge der kleinsten Cephala rund 2 mm, die der größten rund 6 mm. Es ist also eine Wachstums-Spanne überschaubar, in der die Cephala auf dreifache Größe heranwachsen. Die wichtigsten Änderungen, die sich während dieses ontogenetischen Abschnitts einstellen, bestehen in einer allmählichen Rückbildung der Skulptur und in einer Veränderung im Umriß des Cephalons.

Bei den kleinsten Exemplaren (etwa 2-2·5 mm Länge; Taf. 32 Fig. 1a-b) ist die Skulptur sehr stark und kräftig: Außer den deutlichen Höckern auf den Wangen-Feldern und auf dem Präglabellar-Raum gibt es eine kräftige Skulptur auf dem Saum. Die Glabella ist grob gekörnelt; auf der Sagittal-Linie liegen einige vergrößerte Höcker, die ± zu Stacheln verlängert sind. Occipital-Ring und Hinter-Saum sind ebenfalls mit einer Warzen-Reihe besetzt. Auf dem Occipital-Ring erkennt man bei manchen Stücken die Andeutung eines vergrößerten Nacken-Knötchens. Auf dem Innen-Abfall des Augen-Hügels sowie im Bereich zwischen den Augen-Hügeln und der Glabella befinden sich jederseits

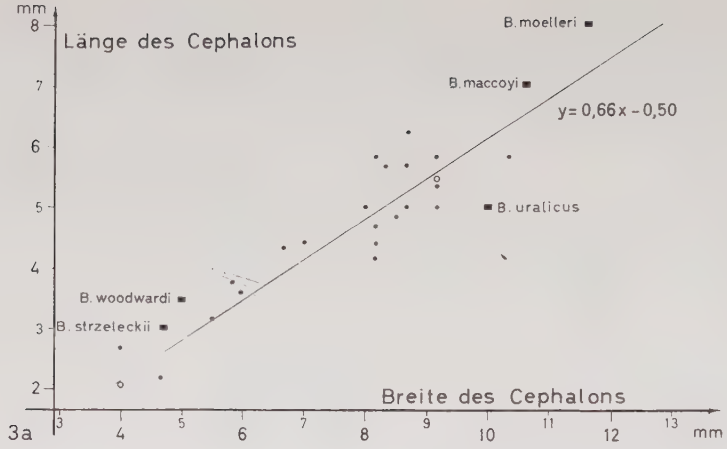
Tabelle 1. Variabilität der 15 Pygidien von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964; Größenklasse 5·0-7·5 mm Breite.

Breite (B) mm	Länge (L) mm	B : L	Rhachis-Ringe[1])	Rippen-Paare	Stachel-Bildung auf den	
					Ringen	Rippen
5·0	4·6	1·1	15	9	3, 5, 6, 8, 11, 14	3, 5
5·2	4·2	1·25	15	9	1, 3, 6, 9, 12, 15	1, 3, 6
6·3	4·6	1·35	?	9	?	2, 5
6·3	5·3	1·2	?	9	?	3
6·4	5·4	1·2	14	9	3, 5, 8, 11	3
6·5	6·0	1·1	14	9	2, 3, 6	3
6·8	5·4	1·3	13	9	5, 8, ?	2, 5
7·1	6·0	1·2	14	9	?	?
7·1	6·3	1·15	15	9	3, 5, 8, 10, 13	?
7·5	5·8	1·3	14	9	?	?
7·5	5·8	1·3	15	9	?, 5, 7, 8, 11	5
7·5	6·3	1·2	14	9	3, 6, 8, 10, 12	2, 5
7·5	6·3	1·2	16	9	?, 3, 5, 9, 11, 14, 16	3, 6
7·5	?	?	15	9	?	5
?	6·0	?	15	9	?, 9, 10, 13	?, 5

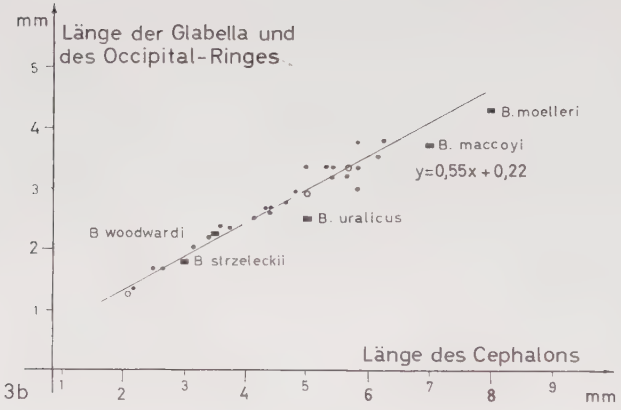
Tabelle 2. Zahlenmäßige Ergebnisse der 3 Korrelations-Analysen an den Cephala und Pygidia von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964.

Korrelierte Merkmale		An-zahl	Mittelwerte (mm)		Streuungen (mm)		Korrelations-Koeffizient (+)	Regressions-Gerade (mm)	Streuung um die Regressions-Gerade
x	y	N	$\bar{x}$	$\bar{y}$	s_x	s_y	r	y = bx + a	2 S
Cephalon-Breite	Cephalon-Länge	25	7·50 ± 0·326	4·45 ± 0·250	1·81 ± 0·256	1·25 ± 0·177	0·957	y = 0·66x − 0·50	0·75 mm
Cephalon-Länge	Länge d. Glabella und des Occipital-Ringes	29	4·50 ± 0·242	2·70 ± 0·134	1·30 ± 0·170	0·73 ± 0·104	0·976	y = 0·55x + 0·22	0·32 mm
Pygidium-Breite	Pygidium-Länge	31	5·86 ± 0·366	4·85 ± 0·322	2·04 ± 0·259	1·79 ± 0·227	0·972	y = 0·85x − 0·13	0·86 mm

[1]) Ohne Berücksichtigung des Spindel-Endes.



3a



3b

Höcker, darunter auf beiden Seiten je eine sehr große, zu einem Stachel verlängerte Warze, die jedoch in der Regel abgebrochen ist. Ein Beispiel für dieses Entwicklungs-Stadium bietet SMF 16933 (Taf. 32 Fig. 1a-b).

Mit zunehmender Größe schwindet zuerst die Bestachelung; alle Höcker — auch die vergrößerten vor der und seitlich von der Glabella — sind stumpf gerundet. Außerdem wird die Skulptur des Saumes, des Occipital-Ringes und des Hinter-Saumes bereits undeutlicher; insbesondere schwinden die kleinen Saum-Höcker. Die Körnelung der Glabella ist noch deutlich. Ein Beispiel bietet SMF 16934 (3·4 mm lang).

Bei weiterer Größen-Zunahme geht selbst bei der Glabella die Skulptur allmählich verloren; auf dem Occipital-Ring und dem Hinter-Saum ist sie fast oder völlig geschwunden. Die vergrößerten Höcker sind als flache, stumpfe Buckel ausgebildet; die Skulptur zwischen Auge und Glabella ist

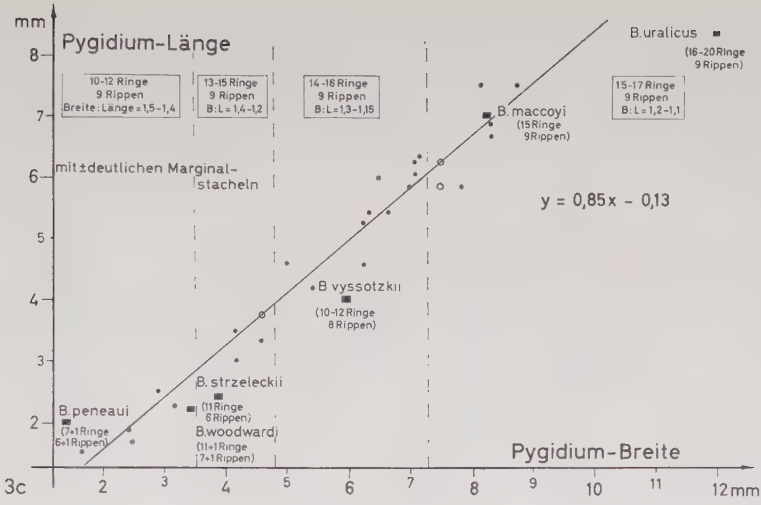


Abb. 3. Graphische Darstellung der korrelativen Verbundenheit von Merkmalen der Cephala und Pygidia von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964. Zur Verdeutlichung der systematischen Stellung des in vorliegender Arbeit behandelten Materials sind die entsprechenden Proportionen einiger anderer *Brachymetopus*-Arten an den mit ■ bezeichneten Stellen in die Koordinaten-Netze zum Vergleich eingetragen; die betreffenden Maße sind der Literatur entnommen. — ● = 1 Exemplar und ○ = 2 Exemplare an der betreffenden Stelle des Koordinaten-Netzes. — Statt „*B. maccoyi*" lies: *B. m. maccoyi*, statt „*B. woodwardi*" lies *B. m. woodwardi*, statt „*B. uralicus*" lies *B. ouralicus*.
a) Breite des Cephalons : Länge des Cephalons.
b) Länge des Cephalons : Länge der Glabella und des Occipital-Ringes.
c) Pygidium-Breite : Pygidium-Länge; außerdem ist die Zunahme der Ring- und Rippen-Anzahl angegeben. (Die im Text erwähnten Größenklassen I-IV sind durch gestrichelte Längslinien gegeneinander abgegrenzt.)

undeutlich. Nur die Höcker auf den Wangen und auf dem Präglabellar-Raum bleiben scharf. Ein solches Aussehen zeigen zahlreiche Stücke, insbesondere auch der Holotypus (Taf. 32 Fig. 2a-b).

Den größten Cephala schließlich (Länge > 5 mm; z. B. SMF 16936) fehlen die vergrößerten Höcker völlig und die Skulptur ist auf die Wangen und den Präglabellar-Raum beschränkt; höchstens erkennt man noch schwache Andeutungen der großen Höcker auf dem Saum. Alle übrigen Schalen-Teile sind fast oder gänzlich glatt.

Die Cephala der kleinen Exemplare sind im Umriß vorn annähernd rund; mit fortschreitender Vergrößerung nehmen sie mehr die Form eines vorn abgerundeten Dreiecks an. Die übrigen Proportionen des Kopfes ändern sich wenig; die Glabella der großen Exemplare ist etwas breiter im Vergleich zur Gesamt-Breite des Cephalons und zur Glabella-Länge als bei den kleinen Individuen.

Die Ocellen-Anzahl der Augen nimmt während des Wachstums ständig zu, weil sich die Größe der Einzel-Linsen kaum ändert. Bei ihrer Kleinheit ist ein direktes Auszählen nicht möglich, und auch eine Schätzung ist schwierig wegen der räumlichen Krümmung des Auges. Mittelwert aus Minimal- und Maximal-Schätzungen lassen bei kleinen Exemplaren auf eine Linsen-Anzahl von 600-700 schließen (SMF 16934); bei großen Exemplaren kann man etwa 1500-1600 Ocellen annehmen (SMF 16963).

Pygidien.

Im vorliegenden Material läßt sich das Größen-Wachstum zwischen 2·5-8·8 mm Breite und 1·7-8·0 mm Länge verfolgen, so daß annähernd eine Vervierfachung der Länge und Breite eintritt. Die während dieser Wachstums-Spanne auftretenden Veränderungen sind recht beträchtlich und äußern sich vor allem in einer ständigen Vermehrung der Rhachis-Ringe und — wie bei den Cephala — in einer Rückbildung der Skulptur. Bei den kleinsten Exemplaren (Größenklasse I: Pygidium-Breite $<$ 3·5 mm) sind 10-12 Rhachis-Ringe + ein kurzes Spindel-Ende vorhanden, bei der Größenklasse II (Pygidium-Breite 3·5-5 mm) 13-15, bei der Größenklasse III (Pygidium-Breite 5-7·5 mm) 14-16 und bei der Größenklasse IV (Pygidium-Breite $>$ 7·5 mm) 16-17 Ringe (Abb. 3c). Die Pleuren haben in allen vorliegenden Größenklassen konstant 9 Rippen-Paare.

Sehr auffällig ist die Änderung der Skulptur mit zunehmender Größe. Bei Exemplaren der Größenklasse I greifen die Rippen deutlich auf den Rand über und überragen diesen in Form von Marginal-Stacheln. Bei den Pygidien der Größenklasse II kann von Marginal-Stacheln nicht mehr gesprochen werden; jedoch zeigt der Saum noch einen deutlichen Besatz mit kleinen, dörnchen- bis warzenartigen Höckern. Bei allen größeren Exemplaren bleiben Rand und Saum frei von Skulptur; bei der Größenklasse III ist allgemein eine schwache Wellung des Saumes im Bereich der Rippen-Enden noch als letzte Andeutung der Jugend-Skulptur erhalten; bei den Pygidien der Größenklasse IV verschwindet schließlich selbst diese Wellung. Auch auf den Ringen und Rippen wird die Skulptur mit zunehmender Größe schwächer. Bei den kleinen Exemplaren ist die Mehrzahl der Höcker spitz dornenförmig; viele Höcker sind zu langen, schlanken Stacheln ausgezogen (besonders auf der Sagittal-Linie der Rhachis: Taf. 32 Fig. 4-5). Bei den größeren Exemplaren sind die Höcker stumpf gerundet und vielfach nur undeutlich abgesetzt; die Stacheln sind kürzer, ihre Basis ist plumper (Taf. 32 Fig. 6). Bei den größten Exemplaren sind Stacheln kaum feststellbar. Die Form der Rippen und Ringe ändert sich wenig, wenngleich das Relief bei den kleinen Pygidien etwas stärker und die Furchung deutlicher zu sein scheint.

Auch im Umriß der Pygidien treten schwache Änderungen ein. Die kleinen Pygidien sind breiter und gerundeter als die großen. Der Quotient Breite : Länge beträgt bei den kleinen Exemplaren 1·5-1·4, bei den mittleren 1·3-1·2 und bei den großen 1·2-1·1 im Durchschnitt. In Tab. 3 sind die Veränderungen an den Pygidien im Verlauf der postlarvalen Ontogenie zusammenfassend dargestellt.

Die am vorliegenden Material verfolgbare Ontogenie der Pygidien von *Brachymetopus maccoyi spinosus* läßt also einen auffälligen Gestalts-Wandel infolge Skulptur-Abbaues erkennen und zwar in der Weise, daß die kleineren

Tabelle 3. Die im Verlauf der postlarvalen Ontogenie auftretenden Veränderungen an den Pygidien von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964.

Größenklasse	Anzahl	Ringe	Rippen-Paare	Breite : Länge	Ausbildung des Randes und Außen-Saumes
I	5	10—12	9	1·5—1·4	Rand mit Marginal-Stacheln
II	5	13—15	9	1·4—1·2	Rippen noch auf den Saum fortsetzend, Rand aber glatt
III	12	14—16	9	1·3—1·15	Saum schwach gewellt, Rand glatt
IV	9	15—17	9	1·2—1·1	Saum eben, Rand glatt

Tabelle 4. Die relativen Glabella-Proportionen bei den Cephala der *Brachymetopus maccoyi*-Gruppe. Maße nach Goldring 1955: 46, nach „Treatise on Invertebrate Paleontology", pt. O, 1959: 407 Abb. $310/_{1a}$, sowie nach dem Holotypus von *B. maccoyi spinosus* Hahn 1964. L_c = Cephalon-Länge. L_g = Glabella-Länge. B_c = Cephalon-Breite. B_g = Glabella-Breite.

	$L_c : B_c$	$B_g : B_c$	$L_g : L_c$	$L_g : B_g$
B. m. maccoyi (Portlock 1843)	0·68	0·29	0·43	1·00
B. m. spinosus Hahn 1964	0·63	0·30	0·50	0·93
B. m. woodwardi Whidborne 1896	0·70	0·40	0·63	0·91

Tabelle 5. Die drei Unterarten von *Brachymetopus maccoyi* (Portlock 1843) und ihre wichtigsten Merkmale.

Unterarten	Geologisches Alter	Bekanntes ontogenetisches Stadium	Cephalon		Pygidium		
			Glabella-Länge	Höcker des Rand-Saumes	Rhachis-Ringe	Pleural-Rippen	Rand
B. maccoyi maccoyi (Portlock 1843)	C_uII	„groß"	nicht ganz halbe Cephalon-Länge	von gleicher Größe	14—20	9	glatt
B. maccoyi spinosus Hahn 1964	C_uII	„klein" bis „groß"	± halbe Cephalon-Länge	ungleich groß	10—20	9	Jugend: bestachelt Alter: glatt
B. maccoyi woodwardi Whidborne 1896	C_uI	„klein"	über halbe Cephalon-Länge	von gleicher Größe	11—12	7+1	bestachelt

Individuen (mit Rand-Stacheln und wenigen Rhachis-Segmenten) der Diagnose der Untergattung *Brachymetopus (Brachymetopus)* entsprechen[2]), die großen Individuen (mit glattem Rand und vielen Rhachis-Segmenten) hingegen als *B. (Brachymetopina)* eingeordnet werden können (Abb. 4). Es ist somit unwahrscheinlich, daß die Unterteilung der Gattung in zwei Untergattungen zu Recht besteht, und es muß angenommen werden, daß „*Brachymetopus*" das ontogenetisch jüngere Stadium von „*Brachymetopina*" ist, daß also die beiden Untergattungen lediglich morphologische Differenzen zwischen verschiedenen Wachstums-Stadien darstellen, nicht aber getrennte Entwicklungs-Linien. Das kommt schon in der Größe der Subgenero-Typen zum Ausdruck: *Brachymetopus (Brachymetopus) strzeleckii* McCoy 1847 ist nur etwa halb so groß wie *Brachymetopus (Brachymetopina) m. maccoyi* (Portlock 1843). Es zeigt sich überhaupt, daß *Brachymetopus*-Pygidien mit Marginal-Stacheln meist in die kleineren Größenklassen gehören (als Ausnahme liegt allerdings auch eine Art vor — *B. senckenbergianus* Hahn 1964b —, an deren großen Pygidien noch Marginal-Stacheln vorhanden sind), daß diese weniger Segmente haben als die großen Pygidien und daß nur sie (wie auch die kleinen Cephala) eine scharfe, stachelige Skulptur aufweisen.

Aus den genannten Gründen wird die bisher übliche Aufteilung von *Brachymetopus* in zwei Untergattungen in vorliegender Arbeit nicht beibehalten.

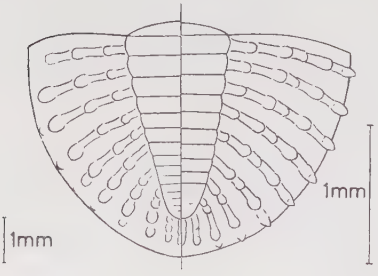


Abb. 4. *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964. — Schematische Darstellung der während der postlarvalen Ontogenie eintretenden Veränderungen an den Pygidien an Hand von zwei auf gleiche Größe gebrachten halben Pygidien; rechts das kleine, links das große Pygidium.

Beziehungen zwischen *B. maccoyi spinosus* und den anderen Unterarten von *B. maccoyi*.

Wie zuvor gezeigt wurde, vollziehen sich im Verlauf der überschaubaren ontogenetischen Entwicklung von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964a erhebliche Änderungen im Aussehen, so daß die bisher scheinbar klaren Art- und Untergattungs-Grenzen verwischt werden. Die kleinen Exemplare entsprechen

[2]) Im Sinne der Fassung der Untergattungen im „Treatise on Invertebrate Paleontology", pt. O, 1959: 407-408, in dem *B. strzeleckii* als Typus-Art für *Brachymetopus (Brachymetopus)* und *B. maccoyi* als Typus-Art für *Brachymetopus (Brachymetopina)* aufgefaßt werden.

„*Brachymetopus*", die großen „*Brachymetopina*". Ebenso ist es beim Vergleich mit anderen Arten. Bezieht man sich auf die in der Literatur angegebenen Vergleichs-Kriterien, so kommt man zu unterschiedlichen Verwandtschafts-Beziehungen, je nachdem ob man kleine oder große Exemplare zum Vergleich heranzieht. Zur Klarlegung der wirklichen Verwandtschaft sind somit nur solche Merkmale geeignet, die sich im Verlauf der postlarvalen Ontogenie möglichst wenig ändern. Als besonders variabel in der Ontogenie und innerhalb einer Größenklasse erweisen sich die Anzahl der Rhachis-Ringe auf den Pygidien und die Ausprägung der Skulptur; diese Merkmale lassen sich also nur bedingt zur Art-Abgrenzung verwenden. Vergleichsweise konstant im Verlauf der Ontogenie sind auf dem Cephalon die Proportionen der Glabella und auf dem Pygidium die Anzahl der Rippen-Paare; diese Merkmale müssen also vorrangig zur Kennzeichnung der Arten herangezogen werden. In Abb. 3a-c sind außer dem beschriebenen belgischen Material einige andere *Brachymetopus*-Arten (Maße aus der Literatur entnommen) mit je einem Exemplar eingetragen.

Cephalon.

Durch die lange, schlanke Glabella, durch den schmalen, nur mit einer Höcker-Reihe versehenen Außen-Saum, durch den stumpf dreieckigen Umriß des Cephalons sowie durch die halbe Cephalon-Länge erreichenden, gerade nach hinten gerichteten Wangen-Stacheln schließt sich die belgische Unterart eng an *Brachymetopus m. maccoyi* (Portlock 1843) — *Brachymetopus m. woodwardi* Whidborne 1896 an. *B. m. woodwardi* unterscheidet sich von *B. m. maccoyi* nach G. F. Whidborne (1896: 14) folgendermaßen: „... larger size of the glabella, and the fewer somites, greater shortness, broader axis, and more highly ornamented character of the pygidium". Nach R. Goldring (1955: 46) bestehen folgende Unterschiede zwischen beiden Unterarten: „... the glabella of *woodwardi* being comparatively broader than in *maccoyi*, where the breadth is much less than the breadth of a cheek (less border). There are greater differences between the pygidia of the two species, and *maccoyi* has a larger number of rings and ribs." *B. m. woodwardi* unterscheidet sich am Cephalon also von *B. m. maccoyi* nur durch die Proportionen der Glabella: Die Glabella von *B. m. woodwardi* ist im Verhältnis zum Gesamt-Cephalon größer, — sowohl breiter als auch länger als die von *B. m. maccoyi*; die relativen Glabella-Größen sind aus Tab. 4 zu entnehmen.

Die belgische Form steht in der relativen Größe der Glabella im Vergleich zur Gesamt-Größe des Cephalons zwischen *B. m. maccoyi* und *B. m. woodwardi*, beide Formen miteinander verbindend. Im Aussehen ist die Glabella bei allen drei Formen sehr ähnlich und deutlich von der anderer Arten unterschieden: Sie ist lang und schlank, parallel-seitig begrenzt und ragt vergleichsweise weit vor die Augen nach vorn vor; im Bereich des Augen-Vorderrandes zeigt sie schwache seitliche Einschnürungen; vorn ist sie deutlich dreieckig begrenzt. Einen Unterschied sowohl zu *B. m. maccoyi* als auch zu *B. m. woodwardi* zeigt das belgische Material im Bau des Außen-Saumes: Auf dem Saum wechseln Höcker unterschiedlicher Größe miteinander ab; bei *B. m. maccoyi* und *B. m. woodwardi* hingegen ist der Saum mit einer Reihe gleichgroßer Höcker besetzt.

Pygidium.

Ein Vergleich der Pygidia zeigt, daß sich in den Längen/Breiten-Proportionen zwischen *B. m. maccoyi, B. m. woodwardi* und der belgischen Form keine größeren Differenzen ergeben, wenn gleiche Größenklassen verglichen werden. Ebenso wie bei *B. m. woodwardi* haben die auf gleicher ontogenetischer Entwicklungs-Stufe befindlichen Pygidien des belgischen Materials noch Rand-Stacheln und eine starke Ornamentierung. Ein Unterschied liegt darin, daß bei *B. m. woodwardi* jedes Pleural-Feld 7+1 Rippen trägt, bei der belgischen Form hingegen stets 9. Verglichen mit *B. m. maccoyi,* zeigen die belgischen Pygidien der entsprechenden Größenklasse das gleiche Stadium des Skulptur-Abbaues, das Fehlen der Rand-Stacheln und sogar die gleiche Anzahl von Ringen und Rippen (15 Ringe und 9 Rippen bei *maccoyi,* 15-17 Ringe und 9 Rippen bei *spinosus*). Bei *B. m. maccoyi* werden in der Literatur nur 5 Höcker pro Rhachis-Ring angegeben, und auch bei mehreren belgischen Pygidien aus der gleichen Größenklasse sind die Höcker bereits so undeutlich, daß die Siebenzahl nur noch schwer feststellbar ist.

Taxionomische Folgerungen.

Wie der Vergleich der Cephala und Pygidien und die postlarvale Ontogenie zeigen, werden *B. m. maccoyi* und *B. m. woodwardi* in Morphologie und Ontogenie durch das belgische Material eng miteinander verbunden. Die taxionomische Folgerung — Zusammenfassung zu einer Art — wurde in Hahn 1964a gezogen. In Tab. 5 sind noch einmal die wichtigsten Unterschiede zwischen den 3 Unterarten von *B. maccoyi* zusammengestellt.

Familie Phillipsiidae Oehlert 1886.

Piltonia R. Goldring 1955.

Typus-Art: *Piltonia salteri* R. Goldring 1955.

R. Goldring (1955: 41-42) hat die systematische Stellung von *Piltonia* erörtert, ohne die Gattung einer Familie zuzuweisen. Ihre Zugehörigkeit zu den Phillipsiidae ergibt sich klar aus dem segmentreichen Pygidium und aus der vergrößerten, den Vorder-Saum überdeckenden Glabella. Eine Subcranial-Furche gibt es auch bei anderen Unterkarbon-Trilobiten, nämlich bei dem ebenso zu den Phillipsiidae gehörenden Genus *Eocyphinium* Reed 1942. Die Proetidae/Cyrtosymbolinae, zu denen entfernte Ähnlichkeit besteht, unterscheiden sich von *Piltonia* durch ihre kleinere, den Vorder-Saum nicht überdeckende Glabella und durch ein segment-ärmeres Pygidium. Zu den Brachymetopidae, zu denen Chlupáč (1961: 232) *Piltonia* stellt, bestehen nach der Ansicht des Verfassers keine Beziehungen. In dieser Familie herrscht die Tendenz zur Verkleinerung der Glabella, womit sich die große, den Vorder-Rand des Cranidiums erreichende Glabella von *Piltonia* nicht in Übereinstimmung bringen läßt.

Piltonia kuehnei n. sp.

Taf. 33 Fig. 7-12; Abb. 5-7.

Derivatio nominis: Nach Herrn Prof. Dr. W. G. KÜHNE, dem Entdecker des hier beschriebenen *Piltonia*-Materials.

Holotypus, stratum typicum, locus typicus: Siehe bei der Nominat-Unterart.

Diagnose: Eine *Piltonia*-Art mit folgenden Besonderheiten. — Cranidium: Glabella hoch, subzylindrisch, den Vorder-Rand des Cranidiums erreichend. Hinter-Saum der Festwangen sehr weit nach außen vorspringend. Gesamtes Cranidium, vor allem die Glabella, mit grober, warzen- bis stachel-artiger Skulptur bedeckt. — Pygidium: Umriß länglich halb-elliptisch, mit 13-15 Rhachis-Ringen und 12-13 Rippen-Paaren. Ringe und Vorder-Äste der Rippen skulptiert; Hinter-Äste glatt, niedriger als die Vorder-Äste, muldenförmig eingesenkt.

Unterarten: *Piltonia kuehnei kuehnei* n. ssp. und *Piltonia kuehnei antoingensis* n. ssp.

Piltonia kuehnei kuehnei n. ssp.

Taf. 33 Fig. 7-8; Abb. 5.

Holotypus: Cephalon SMF 16953; Taf. 33 Fig. 7.

Stratum typicum: Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe, Kohlenkalk, hellgraue Mergelkalke.

Locus typicus: Modave bei Huy, E-Belgien.

Paratypoide: 2 Cranidien, 4 Pygidien (SMF 16961-16966).

Diagnose: Die Nominat-Unterart von *Piltonia kuehnei* mit folgenden Besonderheiten. — Cranidium: Warzen auf dem Vorder-Abschnitt der Glabella nach hinten umbiegend, sich der Schale anschmiegend. — Pygidium: 13-14 Rhachis-Ringe, 12-13 pleurale Rippen-Paare.

Beschreibung.

Cranidium (Holotypus SMF 16953).

Maße: Cranidium-Länge = 5·4 mm; Glabella-Länge = 4·3 mm; Glabella-Breite = 3·4 mm; Glabella-Höhe = 2·0 mm.

Erhaltungs-Zustand: Cranidium ohne rechte Festwange; Glabella vorn beiderseits beschädigt. Linke Festwange ohne Vorder-Abschnitt, auch β fehlt; Augen-Deckel im hinteren Teil beschädigt. Hinter-Saum unversehrt. Vorder-Rand unmittelbar vor der Glabella erhalten, links und rechts davon fehlend. Subcranial-Furche nicht erhalten. Skulptur der Glabella stellenweise nicht mehr vorhanden (insbesondere vorn links), Oberflächen-Beschaffenheit insgesamt jedoch gut erkennbar. — Im Umriß des Cranidiums nur Region um β unbekannt, in Abb. 5a nach dem Vorbild von *P. k. antoingensis* ergänzt.

Seiten-Ansicht (Taf. 33 Fig. 7a): Glabella gleich über dem Vorder-Rand steil ansteigend, schwach vorgewölbt. Größte Glabella-Höhe im Bereich der vorderen Glabellar-Furchen (S 3,3 p), dahinter schwach zur Occipital-Furche abfallend. Occipital-Ring zum Nacken-Knötchen schwach ansteigend. Occipital-Furche nicht sehr tief eingeschnitten. Augen-Deckel in halber Glabella-Höhe

gelegen, nach vorn und hinten steil abfallend. β und Hinter-Saum etwa auf gleicher Höhe gelegen. Glabella mit groben Warzen bedeckt. Rekonstruktion der Seiten-Ansicht wegen der Beschädigungen der Facial-Sutur, des Vorder-Randes und des Vorder-Abschnittes der Glabella nicht möglich. — Stirn-Ansicht: Vorder-Rand vertikal sehr breit, weder unterteilt noch gestuft. Glabella darüber steil emporgewölbt. Dorsal-Furchen tief eingesenkt. Sonstige Einzelheiten wegen der Beschädigung der Glabella nicht feststellbar. — Hinter-Ansicht: Occipital-Ring fast halbkreisförmig aufgewölbt. Hinter-Saum innen horizontal verlaufend, außen schwach abwärts gebogen. Nacken-Knötchen über die übrige Skulptur emporragend. Präoccipital-Loben breit und flach seitlich des Occipital-Ringes hervortretend. Dorsal-Furchen tief eingeschnitten. — Dorsal-Ansicht (Taf. 33 Fig. 7b; Abb. 5a): Glabella steil unmittelbar über dem Vorder-Rand ansteigend, weder vorragender Saum noch Präglabellar-Feld vorhanden. Glabella-Umriß annähernd zylindrisch, vorn breit gerundet, etwas hinter der Mitte jederseits schwach eingeschnürt. Hinter-Abschnitt gegenüber dem Vorder-Abschnitt kaum verbreitert. 3 Paar Glabellar-Furchen vorhanden, alle seicht und undeutlich; hinterstes Furchen-Paar (S1, 1p) zur Occipital-Furche durchlaufend, Präoccipital-Loben (L1, 1p) aus der Glabella heraustrennend. Vordere Furchen-Paare (S2, S3; 2p, 3p) kurz, im Bereich der Glabellar-Verschmälerung liegend. Occipital-Furche schmal, in der Mitte seicht, hinter den Präoccipital-Loben (S1, 1p) vertieft, etwas in den Occipital-Ring eingreifend. Occipital-Ring infolgedessen seitlich verschmälert. — Festwangen sehr schmal, durch deutliche Dorsal-Furchen von der Glabella getrennt. Augen-Deckel groß, gerundet; γ querab von der zweiten Glabellar-Furche (S2, 2p), ε querab von der Occipital-Furche gelegen. γ und ε nahe an der Dorsal-Furche; Facial-Sutur im Bereich dieser Punkte gerundet (soweit erkennbar). Hinter-Abschnitt des Augen-Deckels abgebrochen, aber im Abdruck erkennbar. Außen-Saum des Augen-Deckels aufgewulstet. Vorder-Ast der Facial-Sutur nur im hinteren Abschnitt erhalten, nur schwach nach außen divergierend, β innerhalb der Längs-Projektion von δ gelegen. Hinter-Ast bei ε unmittelbar gerundet nach außen in den sehr weit ausladenden Hinter-Saum umbiegend. Hintersaum-Furche nur andeutungsweise erkennbar. Hinter-Saum gerade, kaum zurückgebogen. Glabella einschließlich der Präoccipital-Loben (L1, 1p) mit grober, warzen- bis stachel-artiger Skulptur bedeckt. Stacheln hohl, ungleichmäßig verteilt, auf dem vorderen Viertel der Glabella flach, nach hinten umgebogen und der Schale $\pm$ anliegend, dahinter aufrecht gestellt, dornig. Größe der Stacheln unterschiedlich. Occipital-Ring gleichfalls mit unregelmäßig angeordneten Höckern bedeckt; Nacken-Knötchen durch bedeutendere Größe und Lage im Zentrum des Ringes herausragend. Hinter-Saum mit 5 in einer Reihe stehenden Höckern bedeckt. Ein großer Höcker auf dem Vorder-Abschnitt der Festwange an dessen Abbruch-Stelle. (Abbruch-Stelle möglicherweise einer feinen Quer-Furche entsprechend, wie in dieser Gegend bei *P. salteri* bekannt.) Besatz des gewulsteten Außen-Saumes des Augen-Deckels mit einer Warzen-Reihe (wie bei *P. k. antoingensis*) fraglich. — Umschlag des Cranidiums, Festwange und Hypostom bei *P. k. kuehnei* unbekannt, aber (bis auf den Umschlag) bei *P. k. antoingensis* vorhanden.

Pygidium (SMF 16958).

Maße: Gesamt-Länge = 9·2 mm; Rhachis-Länge = 8·3 mm; Gesamt-Breite = 10·3 mm; Rhachis-Breite = 4·2 mm; Gesamt-Höhe = 4·1 mm; Rhachis-Höhe = 1·7 mm.

Seiten-Ansicht (Abb. 5c): Rhachis lang, hinten steil abfallend. Rhachis-Ringe von vorn nach hinten ansteigend, scharf zur Rhachis-Furche abfallend. Seitliche Längs-Eindrücke auf den vorderen Ringen deutlich, auf den hinteren Ringen verwischt. Gesamte Gliederung und Skulptur auf dem hinteren Abschnitt der Rhachis gleichfalls undeutlich. Pleural-Rippen in grat-artige Vorder-Äste und mulden-artige Hinter-Äste unterteilt. Abfall vom Rhachis-Ende zum Hinter-Rand steil und kurz. Höhe der Rhachis etwas geringer als die Höhe der Pleuren. — Vorder-Ansicht: Rhachis in kräftigem Bogen gewölbt. Dorsal-Furchen deutlich eingeschnitten. Vordere Rippen von der Dorsal-Furche aus schwach nach außen ansteigend, von halber Breite an steil zum Außen-Rand abfallend. — Hinter-Ansicht: Rhachis-Ende stumpf, seitlich gegen die Pleuren deutlich abgesetzt, terminal aber unscharf abgesetzt. Rhachis nach vorn mäßig stark ansteigend. Hintere Rippen von der Dorsal-Furche her sogleich nach außen-unten abfallend. — Dorsal-Ansicht (Taf. 33 Fig. 8; Abb. 5b): Umriß länglich halb-elliptisch, nur wenig breiter als lang (B : L = 1·12). Rhachis vorn etwas breiter als ein Pleural-Feld. Ohne ausgeprägten Außen-Saum. — Rhachis lang, nach hinten nur wenig verschmälert, Rhachis-Ende stumpf gerundet. 12-13 Rhachis-Ringe (und ein ungegliedertes Rhachis-Ende) vorhanden; vordere Ringe mit deutlichen, hintere Ringe mit undeutlichen Längs-Eindrücken. Rhachis-Furchen breit und seicht, in der Mittel-Fläche der Rhachis nach vorn etwas in den Ring vorspringend. Rhachis-Furchen zwischen den hinteren Ringen undeutlich, verlöschend. Gelenkender Halb-Ring schmal, durch eine Furche vom ersten Rhachis-Ring abgesetzt. — Pleural-Felder mit 11 deutlichen Rippen und 1-2 sehr kurzen, schlecht wahrnehmbaren Rippen. Hinter-Äste von den breiten, seichten Zwischenrippen-Furchen kaum zu unterscheiden, nur auf den vordersten 3 Rippen identifizierbar. Rippen-Furchen schmal und scharf, die Vorder-Äste der Rippen abschneidend. Vorder-Äste hoch, grat-artig ausgebildet; Hinter-Äste tief gelegen, mulden-artig eingesenkt. Hinter-Äste + Zwischenrippen-Furchen im Bereich der vorderen Rippen breiter als die grat-artigen Vorder-Äste, im Bereich der hinteren Rippen schmaler als die Vorder-Äste. Hinter-Äste + Zwischenrippen-Furchen zum Rande hin verbreitert. Vordere Rippen schwach, hintere Rippen stärker nach hinten gebogen, jedoch nicht völlig rückwärts gerichtet. Rippen bis zu dem saumlosen Rand durchziehend. — Rhachis-Ringe mit je 6 in einer Quer-Reihe angeordneten Höckern (auf SMF 16958 zum großen Teil abgerieben), von diesen je 4 Höcker im mittleren Ring-Abschnitt und jederseits einer zwischen dem Längs-Eindruck und der Dorsal-Furche. Ringe 2-4 außerdem mit je einem kleinen Sekundär-Höcker in der Längs-Furche; Sekundär-Höcker auf dem ersten Ring undeutlich, auf den hinteren Ringen nicht ausgebildet. Stärke der Skulptur von vorn nach hinten abnehmend, auf den hinteren Ringen nur undeutlich und schattenhaft erkennbar. — Vorder-Äste der vorderen Rippen mit 6-7 unregelmäßig angeordneten, stacheligen Höckern. Anzahl der Höcker auf den hinteren Rippen abnehmend, letzte Rippe nur noch mit je 2 Höckern. Äußerster Höcker jeder Rippe ± deutlich durch eine seichte Furche von den übrigen Höckern abgesetzt. Im hinteren Rand-Bereich zusätzliche kleine, unregelmäßig angeordnete Warzen vorhanden; klare Gliederung der Rippen dadurch etwas verwischt. Höcker der Rippen schmaler als die der Rhachis, von vorn nach hinten zusammengedrückt. Hinter-Äste bei allen Rippen völlig glatt. — Umschlag (Abb. 5d): Umschlag bei

Exemplar SMF 16957 terminal bis unter das Rhachis-Ende vorgreifend, dort seine größte Breite erreichend, mit mehreren Terrassen-Linien bedeckt. Innen-Abschnitt des Umschlags — bei Betrachtung des Abdruckes — in konkavem Bogen hochgewölbt, sich der Dorsal-Schale anschmiegend. Ausbildung ähnlich wie bei *Brachymetopus*, Biegung gegen die Dorsal-Schale bei *Brachymetopus* jedoch konvex statt konkav (Abb. 2c).

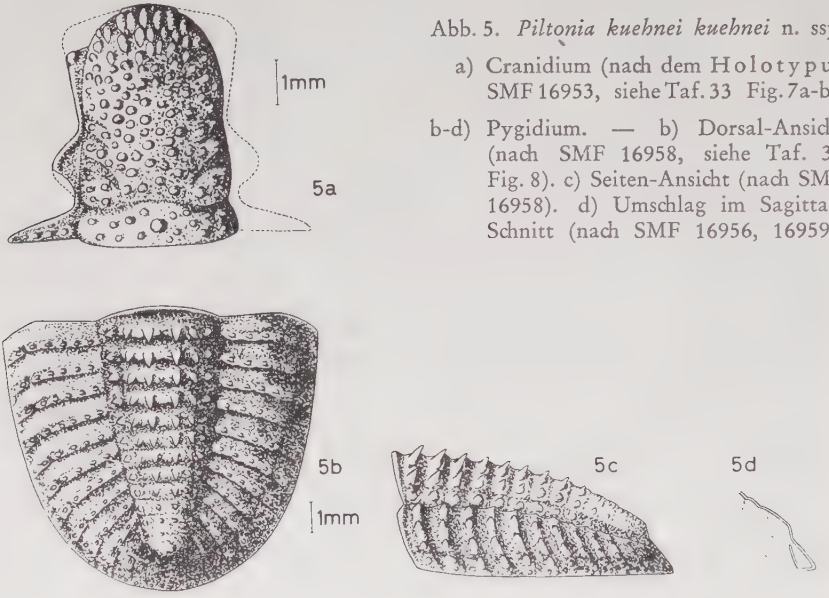


Abb. 5. *Piltonia kuehnei kuehnei* n. ssp.

a) Cranidium (nach dem Holotypus SMF 16953, siehe Taf. 33 Fig. 7a-b).

b-d) Pygidium. — b) Dorsal-Ansicht (nach SMF 16958, siehe Taf. 33 Fig. 8). c) Seiten-Ansicht (nach SMF 16958). d) Umschlag im Sagittal-Schnitt (nach SMF 16956, 16959).

Variabilität.

Pygidien.

Die Unterschiede zwischen den 4 vorliegenden Pygidien bestehen in der Deutlichkeit der Gliederung im hinteren Abschnitt der Rhachis, in der Ausprägung des letzten Rippen-Paares und in der Anordnung der Skulptur (Tab. 6). Die Anzahl der Rhachis-Ringe beträgt 14; jedoch ist die Ausprägung der letzten Ringe unscharf und die Sichtbarkeit infolgedessen sehr von der Erhaltung abhängig. Ein fünfzehnter Ring, der bei *P. kuehnei antoingensis* in der Regel sehr deutlich wahrnehmbar ist, läßt sich bei *P. kuehnei kuehnei* in keinem Fall unterscheiden. Vollständig beträgt die Anzahl der Rippen-Paare 13; aber auch in diesem Falle ist das letzte Paar so schwach entwickelt, daß die betreffenden Rippen nur durch 1-3 Höckerchen angedeutet sind. Eine Variation in der Rhachis-Skulptur ergibt sich daraus, daß sich zwischen die 6 zu einer Reihe gehörigen großen, deutlichen Haupt-Höcker kleinere Sekundär-Höcker einschieben. Diese sieht man auf SMF 16955 in der Sagittal-Linie der Rhachis auf Ring 1, 2, 3, 7 und 9 und seitlich im Bereich der Längs-Eindrücke auf den vorderen 4 Ringen, allerdings nur auf der linken Seite deutlich. Auf SMF 16956

lassen sich entsprechende Bildungen nur auf dem zweiten Ring in der Sagittal-Linie und auf der rechten Seite im Bereich des Längs-Eindruckes feststellen. SMF 16957 zeigt deutliche mediane Sekundär-Höcker auf Ring 5, 6, 8, 9 und 12 und im Bereich der Längs-Eindrücke jederseits auf Ring 3 und 4. Die vordersten Ringe dieses Pygidiums sind zerstört und die Skulptur ist somit nicht erhalten. Auf SMF 16958 schließlich, das eine relativ schlecht erhaltene Oberfläche aufweist, erkennt man in der Mittel-Ebene keine deutlichen zusätzlichen Höckerchen, wohl aber Andeutungen von solchen links und rechts im Bereich der Längs-Eindrücke der vordersten 4 Segmente.

Piltonia kuehnei antoingensis n. ssp.

Taf. 33 Fig. 9-12; Abb. 6-7.

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Antoing.
Holotypus: Cranidium SMF 16960; Taf. 33 Fig. 10.
Stratum typicum: Unterkarbon (? *Pericyclus*-Stufe), Kohlenkalk; dunkler, brauner, poröser Kieselkalk[3]).
Locus typicus: Antoing, W-Belgien.
Paratypoide: 8 Cranidien, 3 Freiwangen, 2 Hypostomata, 23 Pygidien (SMF 16961-16966; die übrigen Stücke: Geol.-Paläontol. Inst. Freie Univ. Berlin).

Diagnose: Eine Unterart von *Piltonia kuehnei* mit folgenden Besonderheiten. — Cephalon: Stacheln auf dem Vorder-Abschnitt der Glabella im Unterschied zur Nominat-Unterart nur wenig zurückgebogen, der Schale nicht anliegend. — Pygidium: 14-15 Rhachis-Ringe und 12-13 Rippen-Paare. Pygidium-Umriß rundlicher als bei der Nominat-Unterart.

Beschreibung.

Cephalon.

Cranidium (Holotypus, Steinkern, SMF 16960; Ergänzungen nach Abdruck SMF 16961).

---

[3]) Alle zu dieser Unterart gehörigen Stücke stammen aus der Gegend von Antoing. Da sie dem Material von Modave morphologisch ähnlich sind und da sie außerdem dank ihrer größeren Anzahl eine Aussage über die postlarvale Ontogenie der Pygidien sowie über den Bau des Hypostoms und der Freiwange gestatten, wurde ihre Beschreibung in diese Arbeit mit aufgenommen. Das Gestein ist ein dunkelbrauner, ausgelaugter, porenreicher Kieselkalk, der zu beiden Seiten einer Spalte entnommen wurde; er ist spröder als die Matrix von Modave. Da keine Cephalopoden gefunden wurden, ist eine genaue Alters-Bestimmung des Vorkommens nicht möglich; jedoch dürfte auf Grund der nahen Verwandtschaft der beiden *Piltonia*-Unterarten kein größerer zeitlicher Unterschied zwischen der Fauna von Modave und der von Antoing bestehen. Neben den *Piltonia*-Resten lieferte der Fundort an Trilobiten nur 1 Cranidium sowie 2 Pygidien von *Phillipsia* cf. *gemmulifera* (Phillips 1836). Außerdem liegen wenige Brachiopodenreste (Productiden, Spiriferiden) sowie Stielglieder von Seelilien vor. — Die Erhaltung der Trilobiten-Reste ist sehr verschieden von der des Materials von Modave. Von den Panzern liegen nur Abdrücke und Steinkerne vor; Schalen-Exemplare wurden nicht gefunden. Dadurch ergeben sich beim Vergleich des Materials beider *Piltonia*-Vorkommen größere erhaltungsbedingte Unterschiede. Die Diagnosen der Unterarten sind bewußt einfach gehalten, um sicher zu sein, daß nur biologisch bedingte Unterschiede erfaßt sind und daß erhaltungs-abhängige Unterschiede nicht mitbewertet werden.

Maße: Gesamt-Länge = 7·5 mm; Glabella-Länge = 5·8 mm; Breite β-β = 5·8 mm; Breite δ-δ = 7·1 mm; Breite am Hinter-Saum = 9·6 mm; Glabella-Breite = 5·0 mm.

Seiten-Ansicht (Abb. 6b): Cranidia von *P. kuehnei antoingensis* von den Cranidia von *P. kuehnei kuehnei* in Seiten-Ansicht (ebenso wie von vorn und von hinten) abweichend durch schwächere Wölbung der Glabella; Facial-Sutur weniger gekrümmt verlaufend als bei der Nominat-Unterart; β in der Höhe des Hinter-Saumes gelegen. — Dorsal-Ansicht (Taf. 33 Fig. 9-10; Abb. 6a): Glabella den Vorder-Rand nicht ganz erreichend, einen kurzen Stirn-Saum freilassend. Glabella-Umriß zylindrisch, wie bei der Nominat-Unterart; 3 Paar Glabellar-Furchen, S2 und S3 (= 2p und 3p), sehr schwach entwickelt. Occipital-Furche auf dem Steinkern seicht und breit, auf dem Schalen-Abdruck hingegen tief eingeschnitten, links und rechts gegen den Occipital-Ring vorgebogen. — Verlauf der Facial-Sutur wie bei *P. k. kuehnei*. Augen-Deckel groß, gerundet. Vorder-Ast der Facial-Sutur stark divergierend, innerhalb der Längs-Projektion von δ gelegen, sanft gerundet. α am Vorder-Rand durch einen ganz schwachen Knick markiert. Vorder-Rand zwischen α-α etwas aufgewulstet. Hinter-Ast der Naht und Hinter-Saum wie bei *P. k. kuehnei* gestaltet, aber Hintersaum-Furche auf dem Schalen-Abdruck deutlich ausgebildet, Hinter-Saum etwas zurückgebogen. — Glabella mit langen, hohlen Stacheln besetzt. Stacheln auf dem vorderen Abschnitt der Glabella wenig oder nicht zurückgebogen, sich nicht an die Schale schmiegend. Occipital-Ring mit ähnlicher Skulptur wie die Glabella, ohne herausragendes Nacken-Knötchen. Hinter-Saum mit einer Höcker-Reihe besetzt. Außen-Saum des Augen-Deckels gewulstet, gleichfalls mit Höckern besetzt. Außerdem 1-3 unregelmäßig verteilte Höcker im Vorder-Abschnitt der Festwangen zwischen β und γ.

Freiwange (SMF 16962).

Alle 3 vorliegenden Freiwangen sind Schalen-Abdrücke. Beschreibung mit Hilfe eines Plastilin-Abdruckes möglich.

Maße: Gesamt-Länge (α—Spitze des Wangen-Stachels) = 12·5 mm; Gesamt-Breite (ε—Außen-Rand) = 5·0 mm.

Dorsal-Ansicht (Abb. 6a): Freiwange mit schmalem, erhöhtem Außen-Saum; Außensaum-Furche schmal. Wangen-Feld (mit Auge) um die Hälfte länger als breit, hinten durch die Hintersaum-Furche begrenzt. Auge groß, nierenförmig, durch eine Augen-Furche von der Wange abgegrenzt. In der Augen-Furche eine Reihe kleiner Höcker um den äußeren Augen-Rand laufend. Wangen-Feld ähnlich skulptiert wie Glabella. Augen-Furche durch Höcker begrenzt. Cranidialer Rand der Freiwange der Facial-Sutur folgend; Augen-Deckel und Hinter-Saum stark einspringend, die Zusammengehörigkeit von Cranidium und Freiwange beweisend. Länge des Wangen-Stachels 1/4 der Länge der Freiwange erreichend. Hinter-Saum und Stachel mit einer Tuberkel-Reihe besetzt. — Umschlag: Nicht erhalten.

Hypostom (Steinkern, SMF 16963).

Maße (SMF 16963): Länge = 10·0 mm; Breite = 9·0 mm.

Dorsal-Ansicht (Abb. 6c): Umriß des Hypostoms oval, Stirn-Rand beschädigt. Hypostom-Körper vertikal zusammengedrückt, wenig gewölbt. Körper-Furche deutlich, hinterer Lobus vom übrigen Hypostom-Körper abgesetzt.

Tabelle 6. Variabilität der Pygidien von *Piltonia kuehnei kuehnei* n. ssp.

Kat.-Nr.	Gesamt-Länge	Gesamt-Breite	Rhachis-Länge	Rhachis-Breite	Breite : Länge	Rhachis-Ringe	Rippen-Paare
SMF 16955	4·5 mm	5·2 mm	3·8 mm	1·8 mm	1·15	14	12+
SMF 16956	7·1 mm	7·9 mm	6·4 mm	3·0 mm	1·12	13+	12+
SMF 16957	?	?	?	?	?	14	12+
SMF 16958	9·4 mm	10·1 mm	8·3 mm	4·3 mm	1·12	13+	12+

Tabelle 7. Wichtige Merkmale der Pygidien der W-europäischen *Piltonia*-Arten.

Art	Rhachis-Ringe	Rippen-Paare	Ring-Skulptur	Rippen-Hinteräste	Breite : Länge
P. salteri Goldring 1955	12—13	11	$^{2}_{2}$ | 7—8 | $^{2}_{2}$	skulptiert	1·39—2·17
P. fryi Goldring 1958	10—12	10—12	1 | 4—7 | 1	skulptiert	1·15—1·45
P. kuehnei kuehnei n. ssp.	13—14	12—13	1 | 4 | 1	glatt	1·12—1·15
P. kuehnei antoingensis n. ssp.	14—15	12—13	1 | 4 | 1	glatt	1·14—1·48

Je eine Macula links und rechts hinter der Körper-Furche undeutlich erkennbar. Skulptur auf dem Hypostom-Körper nicht erhalten. Hypostom-Flügel hochgebogen, schräg abstehend (Breite des Hypostoms infolgedessen größer als normal); Flügel im Umriß stumpf dreieckig. Saum des Hypostoms hinter den Flügeln mit hochgebogenem Außen-Rand, mit einer schwachen Furche gegen den Körper abgesetzt. Im Bereich der Maculae Außen-Saum stumpf geknickt, dahinter einwärts schwingend; Hinter-Saum gerundet. — Hypostom im Gesamt-Aussehen dem von *Cyrtosymbole (Belgibole)* ähnlich. Die Zugehörigkeit des Hypostoms zu *Piltonia* ist nicht bewiesen, aber wahrscheinlich: Da außer den rund 40 *Piltonia*-Resten nur 3 Reste von anderen Arten gefunden wurden, darf nach dem Zufallsgesetz mit der Zugehörigkeit der beiden Hypostomata zu *Piltonia* in starkem Maße gerechnet werden. (Das zweite Hypostom ist im Bau ähnlich wie das beschriebene, aber bedeutend kleiner; Länge nur 3·8 mm!)

Rekonstruktion des Cephalons (Abb. 6a).

Cephalon im Umriß gerundet, um die Hälfte breiter als lang (ohne Wangen-Stacheln). Augen groß, stark nierenförmig gekrümmt, nahe an der Glabella gelegen. Freiwangen breit im Vergleich mit dem Cranidium. Cranidium von der großen Glabella beherrscht, Festwangen sehr schmal, Facial-Sutur stark gebogen. Wangen-Stacheln kurz (höchstens 1/4 der Cephalon-Länge erreichend). Oberfläche des Cephalons mit Ausnahme des Außen-Saumes und von Teilen der Festwangen kräftig skulptiert.

Pygidium (Steinkern, SMF 16966).

Maße: Gesamt-Länge = 11·3 mm; Rhachis-Länge = 11·1 mm; Gesamt-Breite = 18·0 mm; Rhachis-Breite = 6·9 mm.

Dorsal-Ansicht (Taf. 33 Fig. 13): Umriß länglich gerundet, Verhältnis Breite : Länge = 1·6. Rhachis lang und schmal, von der Breite eines Pleural-Feldes, aus 15 Ringen gebildet; kein ungegliedertes Rhachis-Ende. Ringe schmal, grat-artig zugeschärft, von ihren Nachbarn durch seichte und breite, rinnenartige Rhachis-Furchen getrennt. Seitliche Längs-Eindrücke auf den Rhachis-Ringen undeutlich. Wölbung der Rhachis merklich geringer als bei gleich großen Exemplaren von *P. k. kuehnei*. Pleural-Felder mit 12 deutlichen und einer kurzen, undeutlichen dreizehnten Rippe. Vorder-Äste der Rippen wie bei der Nominat-Unterart als schmale, scharfe Grate ausgebildet; Rippen-Furchen am hinteren Abfall der Grate auf den vorderen Rippen erhalten. Zwischenrippen-Furchen kaum oder nicht wahrnehmbar, mit den Hinter-Ästen der Rippen zu seichten, breiten Mulden verschmolzen. Vordere Rippen kaum, hintere Rippen kräftig rückwärts gekrümmt. Gelenkender Halb-Ring und gelenkende Halb-Rippen sehr kurz. Rand-Partie der Pleuren — soweit wie vom Umschlag unterschnitten — weggebrochen, infolgedessen Abdruck des Umschlages freigelegt. Umschlag ähnlich gestaltet wie bei *P. k. kuehnei*, Terrassen-Linien erkennbar. Grate der Rhachis-Ringe und Vorder-Äste der Pleural-Rippen je mit einer Reihe von vorn nach hinten zusammengedrückter, stacheliger Höcker-Ausfüllungen besetzt. Anzahl der Skulptur-Elemente 6 auf den vorderen und 2 auf den letzten Rhachis-Ringen, 6-7 auf den vorderen und 1-2 auf den letzten Rippen-Vorderästen. Anordnung der Skulptur-Elemente hintereinander in Längs-Reihen. Hinter-Äste der Rippen unskulptiert.

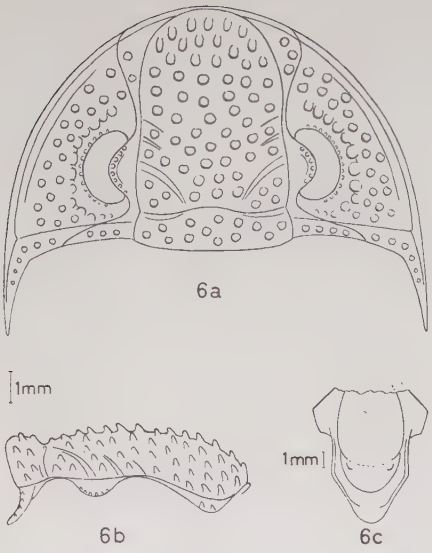


Abb. 6. *Piltonia kuehnei antoingensis* n. ssp. — Rekonstruktionen.

a) Cephalon in Dorsal-Ansicht (nach SMF 16960, 16962, siehe Taf. 33 Fig. 9-10).

b) Cranidium in Seiten-Ansicht (nach SMF 16960).

c) Hypostom (nach SMF 16963a).

Postlarvale Ontogenie.

Pygidien.

Das Material der 8 Cranidien ist zu gering und in der Erhaltung zu unbefriedigend, um Aussagen über die postlarvale Ontogenie zu erlauben. Über die 23 Pygidien hingegen sind Angaben möglich; die Ergebnisse der Korrelations-Analyse sind in Abb. 7 dargestellt. Das kleinste Pygidium hat eine Länge von 2·25 mm und eine Breite von 3·32 mm, das größte eine Länge von 15·0 mm und eine Breite von 19·2 mm; es tritt also in dem überschaubaren Bereich ein Wachstum um das Sechs- bis Siebenfache der Ausgangsgröße ein. In dieser gesamten Spanne bleibt das Aussehen der Pygidien bemerkenswert konstant. Jedoch verschiebt sich das Breiten/Längen-Verhältnis von 1·15 bei den kleinen zu 1·30 bei den großen Exemplaren, und das ist innerhalb des untersuchten belgischen Materials ein Sonderfall: *Die Pygidien werden mit zunehmender Größe nicht schmaler, sondern breiter!* Die Ring- und Rippen-Anzahlen sind sehr konstant; es treten bei diesen Merkmalen keine erkennbaren Änderungen ein. Wo solche vorzuliegen scheinen, sind sie erhaltungsbedingt, nicht an die Ontogenie gebunden. Sowohl bei den kleinen als auch bei den großen Pygidien beträgt die durchschnittliche Ring-Anzahl 15, die Rippen-Anzahl 13. Folgende Kombinationen treten auf:

14 Ringe,	12-13 Rippen-Paare:	2 Exemplare;
15 Ringe,	11 Rippen-Paare:	1 Exemplar;
15 Ringe,	12 Rippen-Paare:	6 Exemplare;
15 Ringe,	13 Rippen-Paare:	6 Exemplare;
nicht zählbar:		8 Exemplare.

In der Ausprägung der Skulptur gibt es keine auffälligen Unterschiede: Weder erfährt das Aussehen der Höcker auf den Ringen noch auf den Rippen eine Veränderung; auch die Ring- und Rippen-Anzahlen bleiben konstant. Die kleinen Pygidien bieten im wesentlichen den gleichen Anblick wie die großen.

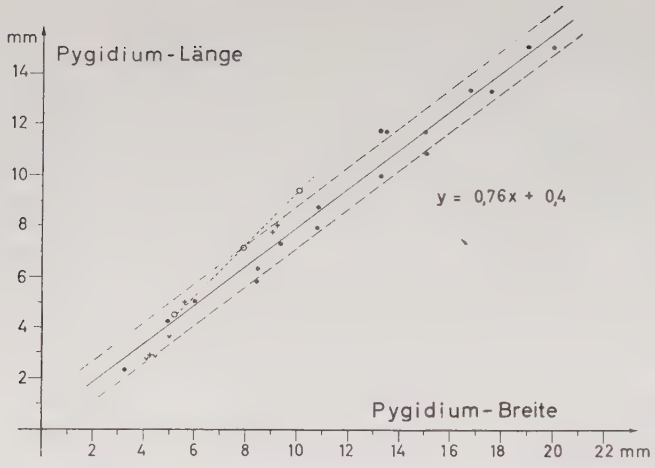


Abb. 7. Graphische Darstellung der korrelativen Verbundenheit zwischen Breite und Länge der Pygidien von *Piltonia kuehnei antoingensis* n. ssp. Die Meßwerte von Pygidien der übrigen W-europäischen *Piltonia*-Arten sind zu Vergleichszwecken mit in die graphische Darstellung aufgenommen; sie wurden bei den Berechnungen jedoch nicht mitverwertet. Die Maße von *P. salteri* und *P. fryi* sind aus R. Goldring 1955: 44 und 1958: 243 entnommen. — Statistische Angaben zu der Korrelations-Darstellung:

Anzahl der Pygidien	N = 17.	Pygidium-Länge, Streuung	(3·8 ± 0·7) mm.
Pygidium-Breite, Mittelwert	(12·0 ± 1·2) mm.	Korrelations-Koeffizient	r = 0·9802.
Pygidium-Breite, Streuung	(4·9 ± 0·9) mm.	Regressions-Gerade	y = 0·76 x + 0·4 mm.
Pygidium-Länge, Mittelwert	(9·5 ± 0·9) mm.	Streuung um die Regressions-Gerade	2 S = 1·78 mm.

Die Art und die Anzahl der Exemplare an den betreffenden Stellen des Koordinaten-Netzes sind durch folgende Zeichen angegeben:

○ = 1 Exemplar von *P. kuehnei kuehnei.* + = 1 Exemplar von *P. fryi.*
● = 1 Exemplar von *P. kuehnei antoingensis.* V = 1 Exemplar von *P. salteri.*

Beziehungen zwischen *P. kuehnei kuehnei* und *P. kuehnei antoingensis.*

Wie bereits auf S. 367 zum Ausdruck gebracht wurde, wird ein unmittelbarer Vergleich zwischen beiden Unterarten durch die sehr abweichende Erhaltung erschwert. Folgende erhaltungsbedingte Differenzen müssen berücksichtigt werden:

1. Schalen-Erhaltung in Modave, Steinkerne und Abdrücke in Antoing.
2. Stärkere vertikale Zusammendrückung des Materials von Antoing im Vergleich zu dem von Modave.
3. Durchschnittlich größere Individuen in Antoing als in Modave.

Insgesamt wird dadurch ein bemerkenswerter Unterschied im allgemeinen Aussehen beider Unterarten geschaffen, der nicht-biologischer Natur ist. So führt das Fehlen der Schale auf den Pygidien von *P. kuehnei antoingensis* zu dem stachelartigeren Aussehen der Skulptur, zu dem anderen Verhältnis von Ringen zu Furchen auf der Rhachis (breite Ringe, schmale Furchen bei *P. kuehnei kuehnei*, schmale Ringe und breite Furchen bei *P. kuehnei antoingensis*) und zu dem stärkeren Zurücktreten der Rippen- und Zwischenrippen-Furchen. Für die Skulptur der Cranidia gilt das gleiche. *Die stärkere Verformung des Materials von Antoing hat eine Abflachung und Verbreiterung zur Folge*, und hierauf ist die vom Verhalten des Modaver Materials abweichende Verbreiterung der Pygidien mit zunehmender Größe zurückzuführen[4]). Es ergibt sich dadurch ein scheinbar völlig abweichendes Verhalten beider Unterarten in der postlarvalen Ontogenie der Pygidien. (In Abb. 7 sind die 3 meßbaren Pygidien von *P. kuehnei kuehnei* als hohle Kreise dargestellt und durch eine gestrichelte — nicht berechnete — Linie verbunden.) Es ist augenfällig, daß die beiden kleinen Exemplare von *P. kuehnei kuehnei* noch im Streuungsbereich von *P. kuehnei antoingensis* liegen, das größte aber nicht mehr, und daß die Verbindungslinie zwischen den 3 Pygidien (deren Richtung freilich bei dem sehr kleinen Material nur andeutungsweise angegeben werden kann) deutlich gegenüber der Regressions-Geraden der *P. kuehnei antoingensis*-Pygidien divergiert. Diese Gerade zeigt die bei *C. (Belgibole)* und *Brachymetopus* auftretende Tendenz zur langsamen Verlängerung der Pygidien: Das kleinste Exemplar hat einen Breiten/Längen-Quotienten von 1·15 (wie die kleinen Exemplare von *P. kuehnei antoingensis*), die beiden größeren hingegen einen solchen von annähernd 1·12. Betrachtet man beide Regressions-Linien — die berechnete von *P. kuehnei antoingensis* und die nach Augenmaß gezogenen von *P. kuehnei kuehnei* —, so wird klar, daß trotz der wenigen Exemplare das Verhalten der Pygidien der Nominat-Unterart den wahren biologischen Sachverhalt eher wiedergibt als die Regression der *P. kuehnei antoingensis*-Pygidien es vermag, in welche die stärkere Verdrückung als systematischer, nicht zu eliminierender Fehler eingeht und die statistische Aussage beeinflußt.

Auffällig ist der recht beträchtliche Größen-Unterschied bei beiden Unterarten. Da in Modave nur relativ kleine Trilobiten gefunden wurden, könnte der Eindruck entstehen, daß dort eine allgemeine Verzwergung gegenüber anderen Faunen vorliegt. Das ist aber aus Größen-Vergleichen zwischen den Resten von *Cummingella jonesi* von Modave (Teil 3 dieser Arbeit) mit den Angehörigen der gleichen Art von anderen Fundstellen nicht zu folgern, und auch die *Piltonia*-Funde von den von R. Goldring beschriebenen Vorkommen bleiben im Größenbereich der Reste von *P. kuehnei kuehnei*. Es handelt sich also gerade im Gegenteil bei dem Material von Antoing um ungewöhnlich großwüchsige Exemplare, — um die größten bisher bekannten *Piltonia*-Funde.

---

[4]) Die großen Pygidien sind stärker gewölbt als die kleinen und unterliegen infolgedessen einer stärkeren Zusammenpressung. Diese Verformung ist allmählich während der Diagenese des Sedimentes erfolgt. Sie äußert sich vor allem darin, daß die Rhachis ohne Bruch flach und breit ± in das Niveau der Pleuren gedrückt wird. Die abwärts geneigten Pleuren-Ränder sind hingegen im Bereich des Innen-Randes des Umschlages fast bei allen Stücken gebrochen, weil dort die Versteifung durch den Umschlag fehlt und eine Schwächezone vorliegt, die rund um das Pygidium läuft.

Werden alle eben besprochenen Faktoren berücksichtigt und bei der Unterscheidung der zwei Unterarten als nicht biologisch bedingt außer acht gelassen, so ist zu fragen, welches die tatsächlich verwertbaren Merkmale sind. Als solches bietet sich bei den Cranidien die Beschaffenheit der Skulptur auf dem vorderen Viertel der Glabella. Bei *P. kuehnei kuehnei* sind die Höcker an dieser Stelle gänzlich rückwärtsgebogen und schmiegen sich der Schalen-Oberfläche an; erst hinter diesem Bereich richten sie sich auf und zeigen als plumpe, ziemlich stumpfe Spitzen schräg nach hinten oben. Bei *P. kuehnei antoingensis* gibt es liegende Stacheln — wie besonders gut an den Schalen-Abdrücken erkennbar ist — gar nicht oder nur vereinzelt ganz im Gebiet des Vorder-Randes der Glabella. Die Pygidien beider Unterarten sind durch die Gestalt des Rhachis-Endes unterscheidbar. *P. kuehnei kuehnei* hat 13-14 Segmente sowie ein kurzes, stumpfes, ungegliedertes Rhachis-Ende, auf dem ein fünfzehnter Ring nicht wahrnehmbar ist. Bei *P. kuehnei antoingensis* hingegen sind 15 scharfe, gut individualisierte Segmente vorhanden. Das hinterste Segment befindet sich unmittelbar am Rhachis-Ende; ein ungegliederter Abschnitt folgt dahinter nicht mehr. Die Rippen-Anzahl auf den Pleuren beträgt bei beiden Unterarten 12-13 Paar.

Zusammengefaßt handelt es sich um 2 einander sehr nahestehende Unterarten aus benachbarten geographischen Räumen, die sich nur wenig voneinander unterscheiden, obwohl die in beiden Fällen sehr unterschiedliche Einbettung und Erhaltung größere Differenzen zwischen ihnen vortäuscht.

Beziehungen zwischen *P. kuehnei* und den anderen W-europäischen *Piltonia*-Arten.

Piltonia-Reste sind bisher in 2 Arten aus dem Kohlenkalk W-Europas und aus den Pilton Beds bekannt geworden. Die eine Art (Typus-Art) ist *P. salteri* Goldring 1955 aus dem Pilton C; von ihr liegen Cranidien, Freiwangen und Pygidien vor. Die andere Art ist *P. fryi* Goldring 1958 aus der *Gattendorfia*-Stufe Englands (Lower Limestone Shale) und Belgiens. Sie ist bisher nur durch das Pygidium belegt; Cranidium- und Thorax-Reste sind so unvollständig, daß sie von Goldring nicht abgebildet wurden. Als dritte Art stellt Goldring die russische Art *Phillipsia kassini* V. N. Weber 1937 zu *Piltonia;* diese nimmt jedoch eine recht gesonderte Stellung ein. Als vierte Art ist *P. krasensis* Chlupáč 1961 aus dem mährischen Karst zu erwähnen. Von den beiden W-europäischen Arten ist *P. salteri* ungefähr gleichaltrig mit *P. kuehnei*; *P. fryi* hingegen dürfte etwas älter sein.

Im Bau der Pygidien unterscheidet sich *P. kuehnei* scharf von den beiden anderen W-europäischen Arten dadurch, daß die Hinter-Äste der Rippen völlig glatt sind; bei *P. salteri* und *P. fryi* hingegen wird für beide Rippen-Äste Ornamentierung angegeben. Ein weiterer Unterschied betrifft die Anordnung der Höcker auf den Rhachis-Ringen. Für *P. salteri* gibt Goldring (1955: 43) an: „Rings ornamented with spines, of approximately equal size on each ring. The main part of the anterior rings have 7-8 spines and between the longitudinal grooves and the axial furrows are 3-4 more, these arranged in two rows". Das Pygidium von *P. fryi* zeigt auf dem ersten und zweiten Ring 9 Höcker, von denen der mittlere kleiner als die seitlichen ist; auf dem siebenten bis zehnten Ring befinden sich je 6 Höcker, von diesen zwischen den seitlichen Längs-Eindrücken

der Rhachis-Ringe und der Dorsal-Furche jederseits einer (deshalb als 1/4-7/1 in Tab. 7 angegeben). Bei *P. kuehnei* sind alle Ringe mit 6 Höckern besetzt; zusätzlich stehen einige variable, merklich kleinere Höckerchen auf den vorderen Ringen in der Median-Ebene und im Bereich der Längs-Eindrücke. Die Anzahl der Rhachis-Ringe beträgt 12-13 bei *P. salteri*, 10-12 bei *P. fryi* und 13-15 bei *P. kuehnei*; die Anzahl der Rippen-Paare beträgt 11 bei *P. salteri*, 10-12 bei *P. fryi* und 12-13 bei *P. kuehnei*. In den Breiten/Längen-Proportionen fallen alle Arten in den Schwankungs-Bereich von *P. kuehnei antoingensis* (siehe Abb. 7), mit Ausnahme eines Pygidiums von *P. salteri*, das eine sehr abweichende Stellung einnimmt. In Tab. 7 sind die Unterschiede zwischen den Pygidien der drei W-europäischen Arten zusammengestellt.

Aus dem Vergleich ist zu entnehmen, daß enge Beziehungen zwischen *P. fryi* und *P. kuehnei* im Bau der Pygidien vorhanden sind. In Anbetracht des höheren Alters (*Gattendorfia*-Stufe) von *P. fryi* wird *P. kuehnei* als Nachkomme von *P. fryi* aufgefaßt, unterschieden von dieser durch die Tendenz zur Vermehrung der Ringe und Rippen einerseits und durch die Tendenz zur Reduktion der Skulptur andererseits. Zu *P. krasensis* Chlupáč 1961 aus dem Tournai von Mokra (Mähren) bestehen keine näheren Beziehungen. Die Pygidien dieser Art sind sehr kurz und breit. Die Rhachis hat 11-12 Ringe, die Pleuren haben 9-10 Rippen. Diese Art stellt somit die entgegengesetzte Extrem-Form zu *P. kuehnei* dar: *P. kuehnei* ist die Art mit dem längsten Pygidium und der größten Anzahl von Ringen und Rippen, *P. krasensis* ist die Art mit dem kürzesten Pygidium und der kleinsten Anzahl von Ringen und Rippen.

Im Bau der Cranidien ist ein Vergleich nur mit *P. salteri* möglich. Die Cranidien von *P. fryi* und *P. krasensis* sind unvollständig bekannt und nicht abgebildet. *P. salteri* unterscheidet sich nach der Rekonstruktions-Zeichnung in Goldring (1955: Abb. 3) von *P. kuehnei* vornehmlich durch den kurzen Hinter-Saum der Festwangen, der seitlich nicht über den Augen-Deckel hinausragt. Ein zweiter Unterschied liegt im Auftreten einer schwachen Querfurche jederseits auf der Vorder-Region der Festwangen, die zumindest bei *P. kuehnei antoingensis* fehlt, ein dritter schließlich in der gleichmäßig mit feiner Skulptur überzogenen Vorder-Region der Festwangen bei der englischen Art; bei *P. kuehnei* ist dieser Bereich zum größten Teil glatt und nur mit wenigen (1-4) großen, unregelmäßig angeordneten Höckern besetzt.

Schriften.

Amos, A. J. & Campbell, K. S. W. & Goldring, R.: *Australosutura* gen. nov. (Trilobita) from the Carboniferous of Australia and Argentina. — Palaeontology, **3** (2): 227-236, Taf. 39-40, 2 Abb.; London 1960.

Chlupáč, I.: New lower Carboniferous trilobites from the Moravian karst. — Věstn. ústředn. Ústav. geol., **36**: 229-234, 2 Taf.; Prag 1961.

Goldring, R.: The Upper Devonian and Lower Carboniferous trilobites of the Pilton Beds in N. Devon, with an appendix on goniatites of the Pilton Beds. — Senck. leth., **36** (1/2): 27-48, Taf. 1-2, 7 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1955.

— — —: Lower Tournaisian trilobites in the Carboniferous limestone facies of the south-west province of Great Britain and of Belgium. — Palaeontology, **1** (3): 231-244, Taf. 43; London 1958.

Goldring, R. & Stubblefield, C. J.: *Brachymetopus (Brachymetopus)* and *B.(Brachymetopina)* (Trilobita, Devonian to Upper Carboniferous). — Geol. Mag., **94** (5): 421-424; London 1957.

Hahn, G.: Trilobiten der unteren *Pericyclus*-Stufe (Unterkarbon) aus dem Kohlenkalk Belgiens. Teil 1: Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Senck. leth., **44** (3): 209-249, Taf. 37-38, 36 Abb., 6 Tab.; Frankfurt am Main 1963.

— — —: Revision von *Brachymetopus maccoyi* (Portlock 1843) (Trilobita; Unter-Karbon). — Senck. leth., **45** (1-4): 151-165, Taf. 20, 1 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1964. [1964a]

— — —: Die Gattung *Brachymetopus* McCoy (Trilobita) im Etroeungt und Unter-Karbon Deutschlands. — Senck. leth., **45** (1-4): 167-199, Taf. 21-22, Abb. 1-10, Tab. 1-6; Frankfurt am Main 1964. [1964b]

Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur. Beschlossen vom XV. Internationalen Kongreß für Zoologie [Bearbeiter des deutschen Textes: O. Kraus]: I-VIII, 1-90; Frankfurt am Main (Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft) 1962.

Schmidt, Herta: Zur Frage des Genotypus von *Brachymetopus* M'Coy (Trilobita, Devon bis Ober-Karbon). — Senck. leth., **39** (3/4): 153-156; Frankfurt am Main 1958.

Treatise on invertebrate paleontology. — O, Arthropoda 1 (Trilobitomorpha) [editor: R. C. Moore]: I-XIX, 1-560, 415 Abb.; Lawrence/Kansas (Univ. Kansas Press, Geol. Soc. Amer.) 1959.

Vogdes, A. W.: A bibliography of Paleozoic crustacea from 1698 to 1889, including a list of North American species and a systematic arrangement of genera. — Bull. U. S. geol. Surv., **63**: 1-177; Washington 1890.

Weber, V. N.: Trilobites of the Carboniferous and Permian system of the U.S.S.R., 1, Carboniferous trilobites. — Paleont. U.S.S.R. Monogr., **71**: 1-159, 11 Taf., 78 Abb.; Moskau und Leningrad 1937.

Whidborne, G. F.: A monograph of the Devonian fauna of the south of England, 3, the fauna of the Marwood and Pilton Beds. — Palaeontograph. Soc., **50**: 1-247, Taf. 1-38; London 1896.

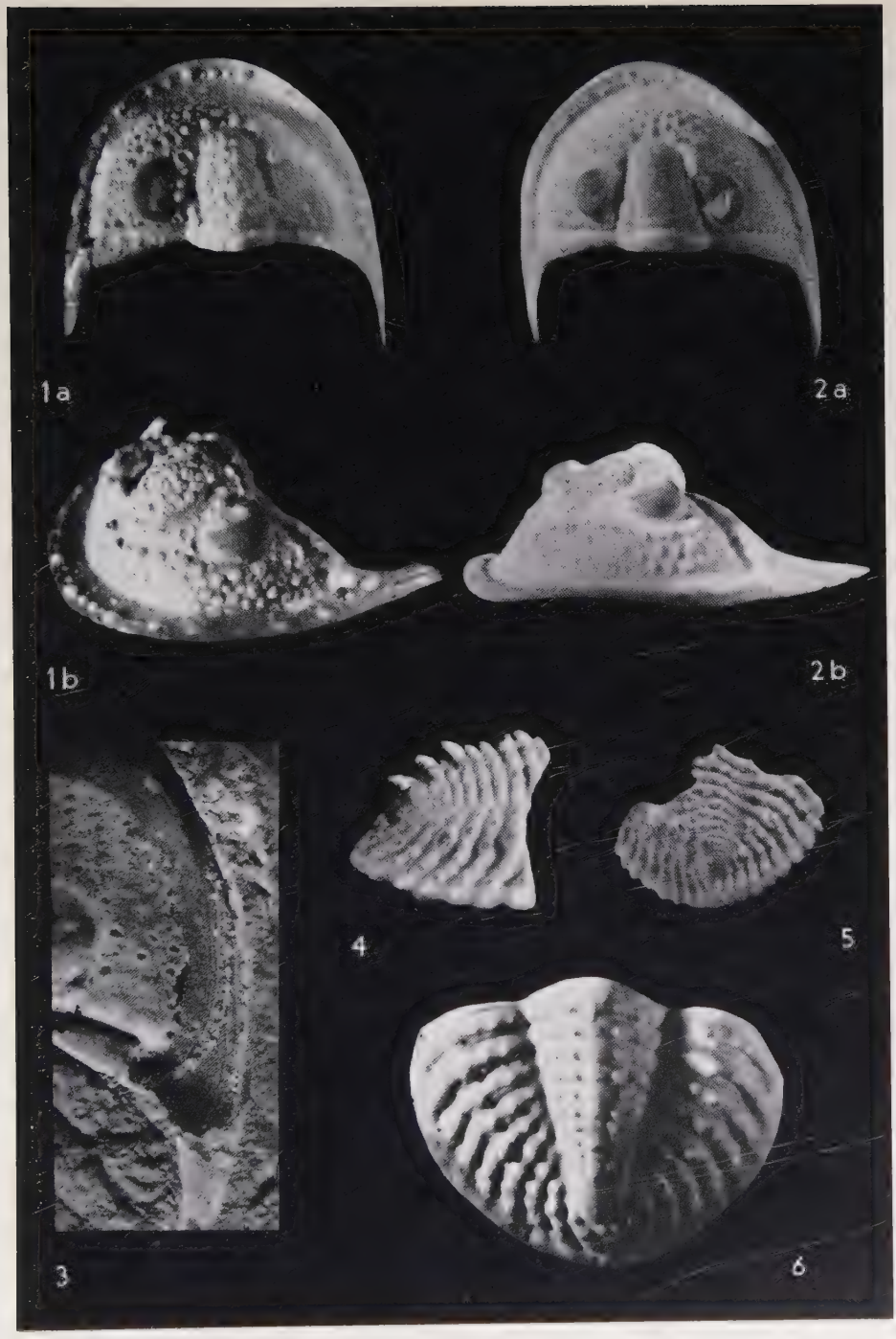
Woodward, H.: Monograph of British Carboniferous trilobites. — Palaeontograph. Soc., **37**, **38**: 1-86, Taf. 1-10; London 1883, 1884.

Tafel 32.

Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe; Modave, E-Belgien.

Fig. 1-6. *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964. — Alle Stücke beschalt.

1. Kleines, stark skulptiertes Cephalon, SMF 16933; ×8½.
   a) Dorsal-Ansicht.
   b) Ansicht schräg von vorn oben.
2. Mittelgroßes Cephalon, Holotypus, SMF 16935; ×6.
   a) Dorsal-Ansicht.
   b) Ansicht schräg von vorn.
3. Cephalon-Ausschnitt, mit freigelegtem Abdruck des Umschlages und mit Eindruck der Facial-Sutur auf der Ventral-Seite, SMF 16940; ×12.
4. Kleines Pygidium, mit Rhachis- und Marginal-Stacheln, SMF 16942; ×18.
5. Kleines Pygidium, mit Marginal-Stacheln (Rhachis-Stacheln abgebrochen), SMF 16941; ×14.
6. Großes Pygidium, mit glattem Rand, SMF 16946; ×7½.



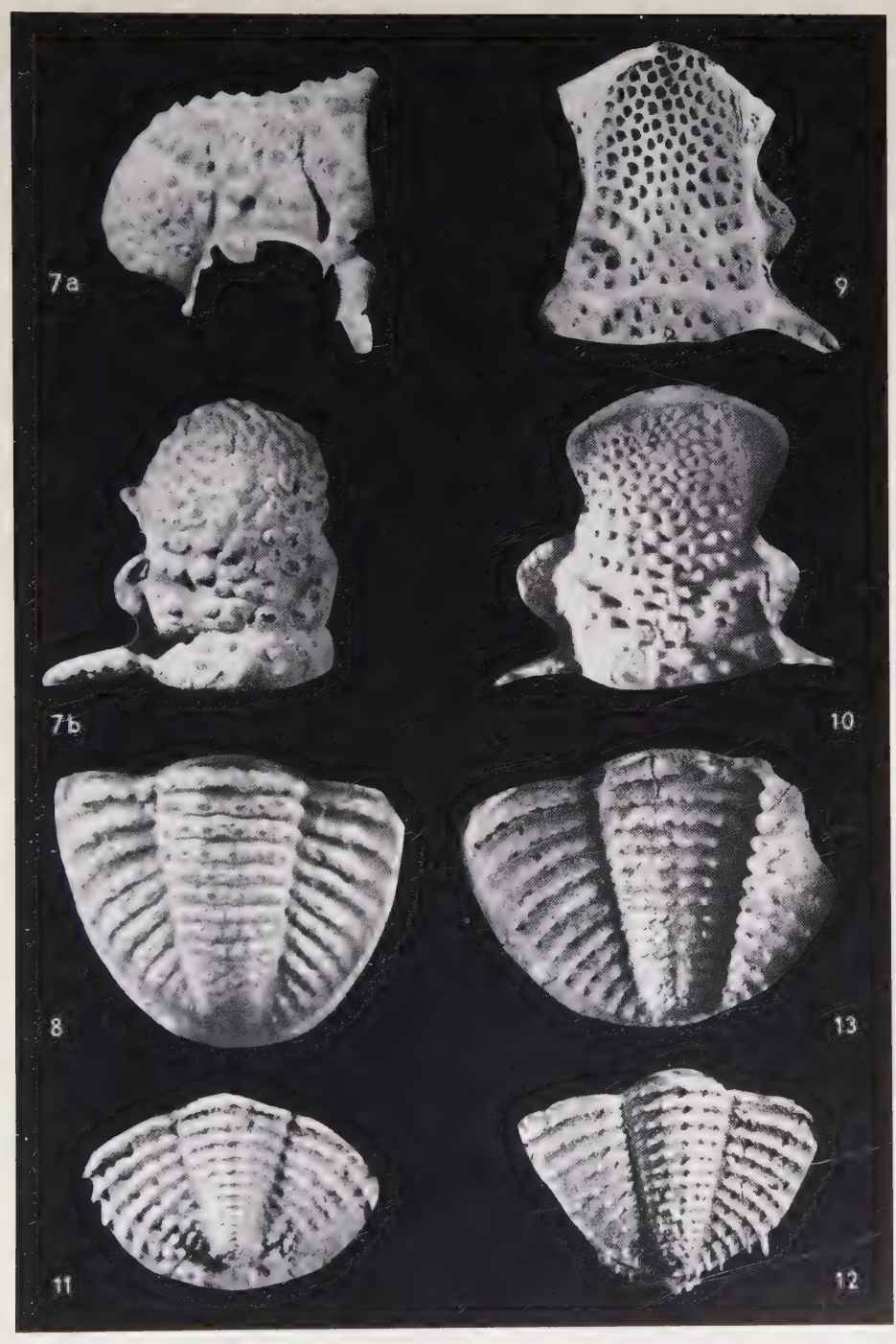
G. Hahn: Trilobiten aus dem Kohlenkalk Belgiens. 2: *Brachymetopus* und *Piltonia*.

Tafel 33.

Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe; Modave (E-Belgien) und Antoing (W-Belgien).

Fig. 7-8. *Piltonia kuehnei kuehnei* n. ssp. — Alle Stücke beschalt. — Modave.
7. Cranidium, Holotypus, SMF 16953; ×7½.
a) Seiten-Ansicht.
b) Dorsal-Ansicht.
8. Pygidium, SMF 16958; ×4½.

Fig. 9-13. *Piltonia kuehnei antoingensis* n. ssp. — Steinkerne und Abdrücke. — Antoing.
9. Cranidium, SMF 16961; ×4½.
10. Cranidium (Steinkern), Holotypus, SMF 16960; ×6.
11. Kleines Pygidium (Steinkern), SMF 16964a; ×9½.
12. Mittelgroßes Pygidium (Steinkern), SMF 16965; ×4.
13. Großes Pygidium (Steinkern), SMF 16966; ×3.



G. Hahn: Trilobiten aus dem Kohlenkalk Belgiens. 2: *Brachymetopus* und *Piltonia*.

Senck. leth. | 45 | (6) | 459—487 | Frankfurt am Main, 7. 12. 1964

Trilobiten der unteren *Pericyclus*-Stufe (Unterkarbon) aus dem Kohlenkalk Belgiens.

Teil 3: *Phillipsia truncatula* (Phillips 1836), *Cummingella jonesi* cf. *belgica* (V. N. Weber 1937). - Allgemeine Bemerkungen zur postlarvalen Ontogenie isolierter Pygidien. - Fundort und Fundschicht der Modave-Trilobiten*).

Gerhard Hahn,
Geologisch-Paläontologisches Institut der Freien Universität Berlin.

Tafel 43, Abbildung 1-4, Tabelle 1-8.

Übersicht.

Im dritten (letzten) Teil der vorliegenden Arbeit werden zum Abschluß des beschreibenden Teils *Phillipsia truncatula* und *Cummingella jonesi* behandelt. — Es folgt eine vergleichende Gegenüberstellung des Verhaltens der Pygidien während der postlarvalen Ontogenie bei den untersuchten Trilobiten-Arten: *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* (Beschreibung in Teil 1 dieser Arbeit), *Brachymetopus maccoyi spinosus* und *Piltonia kuehnei* (Beschreibung beider in Teil 2 dieser Arbeit) sowie *Phillipsia truncatula* und *Cummingella jonesi*. — Zum Abschluß wird die Fundschicht des Trilobiten-Materials bei Modave (E-Belgien) im Hinblick auf Alter, Zusammensetzung der Trilobiten-Fauna, Erhaltung und Ökologie der Fauna dargestellt.

Inhalt.

Familie Phillipsiidae Oehlert 1886 460
Phillipsia Portlock 1843 460
Phillipsia truncatula (Phillips 1836) 460
Cummingella Reed 1942 462
Cummingella jonesi cf. *belgica* (V. N. Weber 1937) 462
Allgemeine Bemerkungen zur postlarvalen Ontogenie isolierter Pygidien 465
Art und Richtung der während der untersuchten Wachstums-Phase eintretenden Veränderungen an den Pygidien 465
1. Proportions-Änderungen durch allometrisches Wachstum 465
2. Änderungen der Anzahl der Rhachis-Ringe und der Rippen-Paare 467
3. Veränderungen der Skulptur 468
Der Beginn des Holaspis-Stadiums 469
Der Einfluß der postlarvalen ontogenetischen Änderungen auf die systematische Bewertung der Pygidien 470
Fundort und Fundschicht der Modave-Trilobiten 471
Lage des Fundortes 471
Gesteins-Aufbau und Tektonik 472
Die stratigraphische Stellung der Fundschichten 472
Die Begleitfauna 473

*) Teil 2: Senck. leth., **45** (5): 347-379; Frankfurt am Main 1964.

Die Beziehungen der Trilobiten-Fauna von Modave zu anderen Trilobiten-Faunen des Unterkarbons 474
Erhaltung und Einbettung der Trilobiten-Reste 476
Häufigkeit und Verteilung der Trilobiten-Reste 479
Zur Ökologie der Trilobiten von Modave 481
Schriften 485
Zusammenfassung 486

Familie Phillipsiidae Oehlert 1886.

Phillipsia Portlock 1843.

Typus-Art (nach Bouček & Přibyl 1960: 23): *Philippsia kellyi* Portlock 1843.

Phillipsia truncatula (Phillips 1836).

Taf. 43 Fig. 2-4.

* 1836 *Asaphus truncatulus* Phillips, geol. Yorkshire: 240, Taf. 22 Fig. 11.
1842-1844 *Phillipsia pustulata.* — de Koninck, descr. anim. foss. terr. Carb. Belg.: 605, Taf. 53 Fig. 5.
1843 *Asaphus ornatus.* — Portlock, rep. geol. Londonderry: 305, Taf. 1 Fig. 2a.
1867 *Phillipsia pustulata.* — Moeller, Tril. Steinkohlenform. Ural: 135, Taf. 2 Fig. 4.
1883 *Phillipsia truncatula.* — Woodward, monogr. Brit. Carb. tril.: 21, Taf. 3 Fig. 9-14.
1900 *Phillipsia truncatula.* — Scupin, Tril. niederschles. Untercarb.: 7, Taf. 1 Fig. 4.
1930 *Phillipsia truncatula* var. *multipustulata.* — Smyth, Carb. rocks Hook Head: 561, Taf. 18 Fig. 6-7.
1937 *Phillipsia truncatula glabra.* — Weber, tril. Carb. Perm. syst. U.S.S.R., 1: 41, Taf. 4 Fig. 23.
1937 *Phillipsia truncatula granilimbata.* — Weber, tril. Carb. Perm. syst. U.S.S.R., 1: 42, Taf. 10 Fig. 34, Abb. 30.

Material: 3 Cranidia, 5 Pygidia (SMF 16972-16976, 16978-16979; die übrigen Stücke: Geol.-Paläontol. Inst. Freie Univ. Berlin).

Tabelle 1. Variabilität der Pygidien von *Phillipsia truncatula.*

Katalog-Nummer SMF	Gesamt-Länge (mm)	Gesamt-Breite (mm)	Rhachis-Länge (mm)	Rhachis-Breite (mm)	Breite : Länge
16974	1·67	2·42	1·25	0·63	1·45
16975	2·71	3·67	2·29	1·08	1·35
16979	5.00	6·67	4·17	2·08	1·33
16976	7·50	8·30	7·10	3·17	1·05
16978	?	?	?	?	?

Fundschicht: Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe.
Fundort: Modave bei Huy, E-Belgien.

Eine ausführliche Erörterung der Art ist bei V. N. Weber (1937: 39-42) zu finden. Weber grenzt *Ph. truncatula* gegen die Art *Ph. gemmulifera* (Phillips 1836) ab sowie die 5 „Varietäten" untereinander, die im folgenden als Unterarten von *Ph. truncatula* behandelt werden:
Phillipsia truncatula truncatula (Phillips 1836),
Phillipsia truncatula pustulata (de Koninck 1842),
Phillipsia truncatula multipustulata (Smyth 1930),
Phillipsia truncatula glabra Weber 1937,
Phillipsia truncatula granilimbata Weber 1937.

Durch die morphologische Vielfalt von *Ph. truncatula* wird nicht nur ihre eigene Gliederung erschwert, sondern auch die Abgrenzung gegen *Ph. gemmulifera*. Am Cranidium läßt sich *Ph. truncatula* durch die schlankere, nach vorn etwas verjüngte Glabella und durch (meist) 4 Paar Glabellar-Furchen relativ gut von *Ph. gemmulifera* unterscheiden. Eine warzenartige Skulptur ist bei den *truncatula*-Cranidien nicht durchweg vorhanden: *Ph. truncatula glabra* zeigt eine glatte Oberfläche. Am Pygidium werden die Haupt-Unterschiede nach der Anzahl der Rhachis-Ringe und der Rippen-Paare festgelegt; angeblich sind die Pygidien von *Ph. truncatula* länger und reicher gegliedert. Jedoch zeigt schon die Tabelle in Weber 1937: 40 den zweifelhaften Wert einer solchen Auffassung, denn *Ph. gemmulifera* hat demzufolge 16 Ringe und 13 Rippen-Paare, die verschiedenen Unterarten von *Ph. truncatula* zeigen aber 16-23 Ringe sowie 11-18 Rippen-Paare; also kann von einem „Unterschied" nicht mehr gesprochen werden. Da *Phillipsia* — dem Material von Modave zufolge — zu den Trilobiten gehört, bei denen mit zunehmendem Größen-Wachstum auch die Anzahl der Rhachis-Ringe (und Pleural-Rippen?) zunimmt, verlieren diese Merkmale ihren Wert für die systematische Zuordnung in starkem Maße und sind nur wenig zur Abgrenzung geeignet. Da die Unterscheidung der Unterarten aber zum großen Teil auf diesen Merkmalen beruht, ist es nicht verwunderlich, daß das Material von Modave sich in keine der aufgestellten Unterarten einfügen läßt.

Die Cranidien ähneln im Umriß stark der *Ph. truncatula glabra* in Weber 1937: Taf. 4 Fig. 23; sie sind aber nicht wie jenes Stück völlig glatt, sondern zeigen einige große Tuberkeln auf dem Vorderabschnitt der Festwangen, außerdem auf den Präoccipital-Loben (L 1, 1 p) und am Glabellar-Hinterrand. Außerdem zeigen die Cranidien

Rhachis-Ringe	Rippen-Paare	Höcker auf den Rhachis-Ringen	Höcker auf den Rippen	Katalog-Nummer SMF
12	12	2	1-2 Höcker auf dem Abfall des Pleural-Feldes gegen den Rand	16974
15	12+	2-4 (äußere unscharf)	2-3 Höcker, Stellung wie bei SMF 16974	16975
?15+	11+	?	?	16979
17	12	4-6 (äußere unscharf)	7-8 Höcker über die gesamte Rippen-Breite verteilt	16976
17+	12?	4-6 (äußere unscharf)	wie bei SMF 16976	16978

3-4 Paar Glabellar-Furchen (statt 2 Paar bei *Ph. tr. glabra*) und bewegen sich somit in diesen Merkmalen in Richtung auf *Ph. tr. pustulata.*

Die Pygidien zeigen 12-17 Rhachis-Ringe und 12 Rippen-Paare; der Zusammenhang zwischen Pygidium-Größe und Ring-Zunahme ist deutlich (siehe Abb. 1, Tab. 1). Jeder Rhachis-Ring kann 2-6 Höcker tragen; wiederum ist eine Zunahme der Skulptur pro Ring mit zunehmendem Wachstum zu verzeichnen. Die Ausprägung der einzelnen Pygidien ist in Tab. 1 zusammengestellt.

Bereits die wenigen Exemplare machen deutlich, wie groß die Abhängigkeit zwischen Ontogenie und Gestalt des Pygidiums ist und daß eine Festlegung von Arten oder Unterarten nicht zur Klärung der Sachlage beitragen kann, wenn nicht das Verhalten während der postlarvalen Ontogenie bekannt ist.

Da die *Phillipsia*-Cranidien von Modave am ehesten auf *Ph. tr. glabra* weisen (von der die Pygidien nicht bekannt sind), die *Phillipsia*-Pygidien aber besser an *Ph. tr. pustulata* anzuschließen sind, wird hier auf eine Zuordnung zu einer Unterart verzichtet und das Material nur als *Phillipsia truncatula* geführt; dabei wird die sich nach vorn verschmälernde Glabella als Hauptindiz der Art-Zugehörigkeit betrachtet.

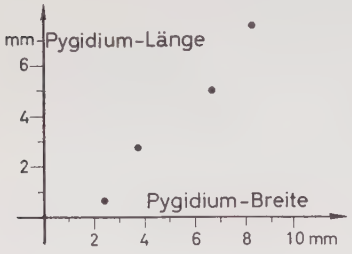


Abb. 1. Breiten/Längen-Verhältnisse der Pygidien von *Phillipsia truncatula* (Phillips 1836).

Cummingella Reed 1942.

Typus-Art: *Phillipsia jonesii* Portlock 1843.

Cummingella jonesi cf. ***belgica*** (V. N. Weber 1937).

Taf. 43 Fig. 5-8.

* 1937 *Phillipsia derbyensis* var. *belgica* Weber, tril. Carb. Perm. syst. U.S.S.R., 1: 52, 55, Taf. 5 Fig. 49a-b, Taf. 6 Fig. 16-17, Abb. 48.

Material: 25 Cranidia, 20 Freiwangen, 60 Pygidia (SMF 16967-16971, 16977; die übrigen Stücke: Geol.-Paläontol. Inst. Freie Univ. Berlin).

Fundschicht: Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe.

Fundort: Modave bei Huy, E-Belgien.

Die Gruppe der seit langem bekannten und geographisch weit verbreiteten „*Phillipsia derbyensis*" (Martin 1809) hat einen großen morphologischen Spielraum und wird — vor allem nach der Beschaffenheit der Pygidien — von V. N. Weber 1937 in 8 „Varietäten" zerlegt; nach Berichtigung der Nomenklatur[1]) können diese folgendermaßen als Unterarten eingereiht werden:

Cummingella jonesi jonesi (Portlock 1843),
Cummingella jonesi shartymensis (Weber 1937),
Cummingella jonesi kiritchenkoi (Weber 1937),
Cummingella jonesi belgica (Weber 1937),

[1]) „*jonesi*" gebührt die Priorität vor „*derbyensis*" (Stubblefield 1946), *Cummingella* ist nach der Zerlegung der alten Großgattung *Phillipsia* die nunmehr zu benutzende Gattung für den *jonesi*-Kreis.

Cummingella jonesi polonica (Weber 1937),
Cummingella jonesi gapeevi (Weber 1937),
Cummingella jonesi kargini (Weber 1937),
Cummingella jonesi producta (Weber 1937).

In dem großen Material, das Weber zur Bearbeitung vorlag, befanden sich auch einige belgische Exemplare aus der Sammlung de Koninck's, die nach Leningrad gelangt waren. Weber beschreibt sie (1937: 131, im englischen Text) in einer Fußnote folgendermaßen:

„The glabella of these trilobites has no border in front of the glabella so that in this respect that form may be referred to *Ph. derbyensis;* the rather coarse granulation preserved on all of the specimens in the collection distinguishes the Belgian form from the British one.

Pygidium with a sharply defined limb, this latter being smooth flat-convex, sloping steeply outwards and sharp-edged. Axis convex, rounded in section, with the sides convex in outline. Width of axis exceeding that of the pleural lobes (exclusive of the limb). If in the axis of the specimens the writer can discern from 11 to 12 rings (in de Koninck's figures these are 12-13), then on the sides he is finding but 7 ribs (instead of 9-10 given by Koninck)."

Weber vereint das in solcher Weise gekennzeichnete Material mit anderen, aus dem Ural stammenden Pygidien zu *Ph. derbyensis* var. *belgica.*

Auf das Material von Modave trifft weitgehend die oben gegebene Beschreibung zu. Jedoch ist eine Granulierung der Cranidien nur ganz schwach oder gar nicht erkennbar. Die Augen sind verhältnismäßig klein, verglichen mit den Augen von anderen Unterarten von *C. jonesi*; Weber (1937: 54, Tab. 4) hingegen bezeichnet die Augen der var. *belgica* als „groß" (keine brauchbare Abb. in Weber). Die Pygidien von Modave ähneln der von Weber (1937) auf Taf. 6 Fig. 16 gegebenen Abbildung und halten sich mit 11 Rhachis-Ringen (und einem Spindel-Ende) sowie mit 8 Rippen-Paaren in den Grenzen des von ihm angegebenen Spielraumes. Da die Anzahl der Ringe und Rippen sehr konstant ist, wie aus dem Verhalten während der postlarvalen Ontogenie entnommen werden kann, sind diese Merkmale bei der vorliegenden Art von hoher systematischer Bedeutung. Auch das scharfe Gepräge des breiten Rand-Saumes, an dem die Rippen enden und der nur von der ersten und zweiten Rippen-Furche angeschnitten wird, stimmt mit der Abbildung in Weber (1937) überein. Ringe und Rippen-Vorderäste sind jeweils mit einer Reihe kleiner, undeutlicher Höckerchen besetzt, wiederum in Übereinstimmung mit dem von Weber abgebildeten Exemplar.

Da zwischen den Pygidien von Modave und dem belgischen Material Weber's sehr enge Übereinstimmung besteht, sich aber doch am Cephalon wegen der unterschiedlichen Augen-Größe keine volle Übereinstimmung ergibt, ist die Zuordnung des Materials von Modave zu *Cummingella jonesi belgica* nicht einwandfrei zu bestätigen, aber doch sehr wahrscheinlich. Ein Zusammenhang mit den englischen, von Woodward dargestellten Exemplaren liegt nicht vor, weil bei diesen 13 Rhachis-Ringe und 10 Rippen-Paare auftreten und auch der Rand-Saum weniger deutlich abgesetzt ist.

Als morphologische Besonderheit ist zu bemerken, daß eine Reihe der Pygidien von Modave ± deutlich beiderseits auf den Ringen der Rhachis dunkle, ovale Stellen zeigen (Taf. 43 Fig. 8); es handelt sich hierbei um Erscheinungen auf der Schale, die ähnlich wie die glatten Maculae mancher Hypostome gestaltet sind und die als Ansatz-Stellen der „pygidial appendage muscles" gedeutet werden können.

Postlarvale Ontogenie der Pygidien.

Um einen Einblick in Konstanz oder Veränderlichkeit der Pygidium-Elemente zu bekommen, wurde wiederum eine Korrelations-Analyse vorgenommen (Abb. 2).

Von den gemessenen 44 Pygidien hat das kleinste (SMF 16969) eine Breite von 2·0 mm und eine Länge von 1·3 mm, das größte (SMF 16977) eine Breite von 11·7 mm

und eine Länge von 8·3 mm; es tritt also fast eine Versechsfachung der Größen im überschaubaren Bereich ein. Sehr auffällig ist die starke Längen-Zunahme (vgl. Taf. 43 Fig. 6-7), die bei zunehmender Vergrößerung auftritt: Bei den kleinsten Exemplaren beträgt der durchschnittliche Breiten/Längen-Quotient 1·66, bei den größten hingegen nur noch 1·25. Zugleich tritt eine (nicht gemessene) Breiten-Reduktion des Rand-Saumes und relative Verlängerung der Rhachis ein, so daß durch die Änderung dieses Merkmals-Komplexes ein deutlicher Wandel der Gesamt-Gestalt eintritt.

Die Anzahl der Rhachis-Ringe und Rippen-Paare bleibt trotz der starken Verlängerung der Pygidien konstant und variiert nur wenig; 11 Ringe und 8 Rippen-Paare können als Durchschnitt angegeben werden. Abweichungen von diesen Zahlen-Verhältnissen können durch ± deutliche Gliederung des Rhachis-Endes und unterschiedliche Ausprägung der letzten Rippen-Paare entstehen; sie sind nicht altersmäßig bedingt. Folgende Kombinationen treten auf:

9 Ringe,	7 Rippen-Paare:	1 Exemplar.
10 Ringe,	7 Rippen-Paare:	1 Exemplar.
11 Ringe,	7 Rippen-Paare:	6 Exemplare.
11 Ringe,	8 Rippen-Paare:	24 Exemplare.
11 Ringe,	9 Rippen-Paare:	2 Exemplare.
12 Ringe,	9 Rippen-Paare:	1 Exemplar.
Nicht zählbar:		9 Exemplare.

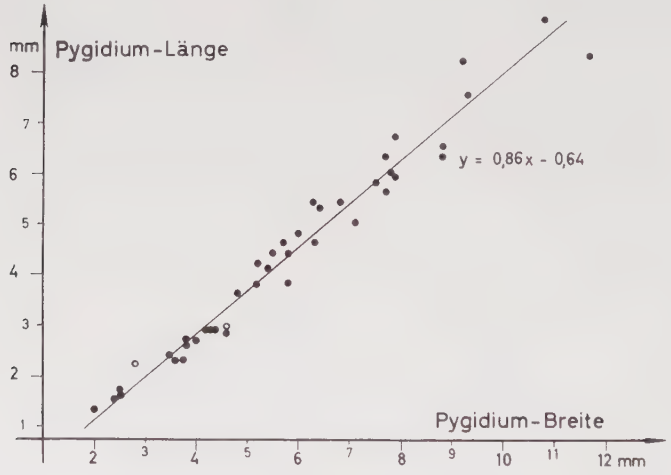


Abb. 2. Graphische Darstellung der korrelativen Verbundenheit zwischen Breite und Länge der Pygidien von *Cummingella jonesi* cf. *belgica* (V. N. Weber 1937). — ● = 1 Exemplar, ○ = 2 Exemplare an der betreffenden Stelle des Koordinaten-Netzes. — Statistische Angaben zu der Korrelations-Darstellung:

Anzahl der Pygidien	N = 44.
Pygidium-Breite, Mittelwert	(5·7 ± 0·9) mm.
Pygidium-Breite, Streuung	(2·3 ± 0·2) mm.
Pygidium-Länge, Mittelwert	(4·2 ± 0·6) mm.
Pygidium-Länge, Streuung	(2·0 ± 0·2) mm.
Korrelations-Koeffizient	r = 0·986.
Regressions-Gerade	y = 0·86x — 0·64 mm.
Streuung um die Regressions-Gerade	2S = 0·76 mm.

An der Skulptur der Rhachis-Ringe und Vorder-Äste der Rippen tritt keine nennenswerte Veränderung ein. Das Übergreifen der beiden vorderen Rippen-Furchen auf den Rand-Saum ist bei den kleinen Exemplaren deutlicher als bei den großen.

Allgemeine Bemerkungen zur postlarvalen Ontogenie isolierter Pygidien.

Wie in den vorangegangenen Abschnitten gezeigt wurde, bietet sich in der hier beschriebenen Fauna bei 4 Arten aus 3 Familien der Proetacea *[Cyrtosymbole (Belgibole) belgica, Brachymetopus maccoyi spinosus, Piltonia kuehnei antoingensis* und *Cummingella jonesi* cf. *belgica]* die Möglichkeit, einen Abschnitt des ontogenetischen Wachstums der Pygidien an einem für Karbon-Trilobiten relativ großen Material zu beobachten, und lassen sich einige Vergleiche anstellen. Sie betreffen Art und Richtung der während der beobachteten ontogenetischen Phase eintretenden Veränderungen an den Pygidien, den Beginn des Holaspis-Stadiums und den Einfluß der eintretenden Veränderungen auf die systematische Bewertung.

Art und Richtung der während der untersuchten Wachstums-Phase eintretenden Veränderungen an den Pygidien.

Bei allen vier untersuchten Arten unterscheiden sich die kleinsten und die größten Pygidien recht merklich voneinander, und zwar in der Größe, im Umriß und in Einzelheiten der Panzer-Gestalt. Jedoch ist das Ausmaß der Unterschiede verschieden. Die eintretenden Veränderungen lassen sich in drei Gruppen fassen:

1: Proportions-Änderungen durch allometrisches Wachstum.
2: Änderungen der Anzahl der Rhachis-Segmente und Rippen-Paare.
3: Änderungen der Skulptur.

1. Proportions-Änderungen durch allometrisches Wachstum.

Die Proportions-Verschiebungen im Gesamt-Umriß sowie in Einzel-Teilen des Pygidiums lassen sich am besten korrelations-analytisch darstellen. Die Untersuchungen ergaben bei 3 der 4 Arten eine langsame, kontinuierlich fortschreitende Verlängerung und Verschmälerung der Pygidien mit zunehmender Größe; *Piltonia kuehnei antoingensis* verhält sich in dieser Beziehung nur scheinbar abweichend, wie in Teil 2 (Hahn 1964c: 371-374) zu zeigen versucht wurde. Die gemessenen und berechneten Veränderungen in den Breiten-Längen-Proportionen sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Diese Tendenz zur fortschreitenden Verschmälerung der Gestalt kommt an den Cranidien von *C. (B.) belgica* und den Cephala von *Br. woodwardi spinosus* ebenfalls zum Ausdruck. Sie ist ein Merkmal, das den Trilobiten ganz allgemein eigen zu sein scheint. Auch bei *Elrathia kingi* (Meek 1870) aus dem Mittelkambrium läßt sich das Merkmal nachweisen (Bright 1959: 94) und über seine Wirksamkeit in der Ontogenie hinaus greift es auf die Phylogenie über, indem nachfolgende Arten schmaler und länger als ihre Vorfahren sind (nachgewiesen an verschiedenen Folge-Reihen von *Olenus* durch Kaufmann 1933). Das umgekehrte Verhalten — zunehmende Verbreiterung während des Wachstums —

Tabelle 2. Die im Verlauf der postlarvalen Ontogenie eintretenden Breiten/Längen-Änderungen an den Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole), Brachymetopus, Piltonia* und *Cummingella.*

Art	Regressions-Gerade	Breite : Länge		Differenz	Größen-Zunahme
		kleine Pygidien	große Pygidien		
Cyrtosymbole (Belgibole) belgica	$y = 0{\cdot}78x - 0{\cdot}16$ mm	1·50	1·35	−0·15	3×
Brachymetopus maccoyi spinosus	$y = 0{\cdot}85x - 0{\cdot}13$ mm	1·33	1·20	−0·13	4×
Piltonia kuehnei antoingensis	$y = 0{\cdot}76x + 0{\cdot}40$ mm	1·15	1·30	+0·15	6—7×
Cummingella jonesi cf. *belgica*	$y = 0{\cdot}86x - 0{\cdot}64$ mm	1·66	1·25	−0·41	6×

Tabelle 3. Die im Verlauf der postlarvalen Ontogenie eintretenden Skulptur-Änderungen an den Pygidien von *Cyrtosymbole (Belgibole), Cummingella, Phillipsia, Piltonia* und *Brachymetopus.*

Art	allgemeine Tendenz der Skulptur	Höcker-Anzahl pro Ring	
		kleine Pygidien	große Pygidien
Cyrtosymbole (Belgibole) belgica	Zunahme	noch keine individualisierten Höcker	viele kleine Höcker
Cummingella jonesi cf. *belgica*	Zunahme	viele kleine Höcker	viele kleine Höcker
Phillipsia truncatula	Stärke gleichbleibend, aber Anzahl zunehmend	2	4-6
Piltonia kuehnei	Stärke und Anzahl konstant	6	6
Brachymetopus maccoyi spinosus	Stärke und Anzahl der Höcker abnehmend	7	5

dürfte den Ausnahmefall darstellen, und wenn es auftritt, ist zu prüfen, ob nicht außerbiologische Einwirkungen (wie im Fall von *Piltonia kuehnei antoingensis*) eine Rolle spielen, durch welche die tatsächlichen allometrischen Beziehungen verschleiert werden.

Gekoppelt ist die allgemeine Verlängerung der Pygidien mit Verlängerung und Verbreiterung der Rhachis gegenüber dem Gesamt-Umriß [für *C. (Belgibole)* berechnet, im übrigen nur an je einigen kleinen und großen Exemplaren geprüft]; dadurch ergibt sich eine stärkere Hervorhebung der Rhachis. Auch die Wölbung der Pygidien nimmt mit zunehmender Größe zu. Die Rhachis tritt stärker heraus. Die randlichen Partien der Pleuren biegen stärker ab als bei den kleinen Exemplaren. Vertikale Beanspruchung verformt also große Pygidien stärker als kleine, wie für *Piltonia kuehnei antoingensis* gezeigt wurde.

2. Änderung der Anzahl der Rhachis-Ringe und Rippen-Paare.

Während in bezug auf das allometrische Wachstum eine einheitliche Tendenz bei allen untersuchten Arten zu beobachten ist, tritt ein unterschiedliches Verhalten im Zuwachs der Rhachis-Ringe während der postlarvalen Ontogenie ein.

Es gibt vier Möglichkeiten:

1: Die Anzahl der Rhachis-Ringe bleibt konstant.
2: Es tritt eine echte Vermehrung der Segment-Anzahl ein; sowohl die Anzahl der Rhachis-Ringe als auch die der Rippen-Paare nimmt zu. Dieser Fall liegt innerhalb des untersuchten Materials nicht vor, tritt aber z. B. bei *Shumardia pusilla* Sars) auf.
3: Es tritt eine scheinbare Vermehrung der Pygidial-Segmente ein. Die Zunahme der Rhachis-Ringe geht kontinuierlich weiter, offenbar durch das gesamte individuelle Wachstum. Jedoch bleibt bei diesen Arten die Anzahl der Rippen-Paare konstant. Es handelt sich also bei dieser Ring-Vermehrung nicht um eine tatsächliche Anlagerung neuer Pygidial-Segmente durch teloblastischen Zuwachs in der Region zwischen Thorax und Pygidium (dann müßte die Anzahl der pleuralen Rippen-Paare entsprechend wie die der Ringe zunehmen), sondern nur um eine Aufgliederung des Rhachis-Endes bei fortschreitendem Wachstum. Die Deutlichkeit der Ring-Abgliederung auf der Rhachis nimmt nach hinten mehr und mehr ab; die letzten Ringe verschmelzen mit dem Rhachis-Ende.
4: Es tritt Abnahme der Ring-Anzahl durch Verschmelzung bei fortschreitendem Wachstum ein. Dieser Fall tritt im vorliegenden Material nicht auf; es gibt ihn aber bei der Gattung *Olenus* (siehe Kaufmann 1933).

Bei der ersten Gruppe — sie umfaßt *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica*, *Piltonia kuehnei* und *Cummingella jonesi* cf. *belgica* — tritt dem Beobachter stets die gleiche Anzahl von Rhachis-Ringen und Rippen-Paaren entgegen. Etwaige Schwankungen sind gering und meist durch Erhaltungs-Umstände erklärbar; auch sind sie nicht an bestimmte Größenklassen gebunden. Die Segment-Anzahl der adulten Pygidien ist bereits auf einer Stufe erreicht, die noch vor den kleinsten erhaltenen Exemplaren liegt; während des gesamten weiteren Wachstums treten in dieser Hinsicht keine Änderungen mehr ein. Die Anzahl der Rhachis-Ringe ist bei diesen Arten nur wenig größer als die Anzahl der Rippen-Paare (welche die ursprüngliche Segment-Anzahl des Pygidiums angibt). Für die untersuchten Arten gelten folgende Zahlen:

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica:	7 Rhachis-Ringe,	6 Rippen-Paare.
Piltonia kuehnei kuehnei:	13-14 Rhachis-Ringe,	12-13 Rippen-Paare.
Piltonia k. antoingensis:	15 Rhachis-Ringe,	12-13 Rippen-Paare.
Cummingella jonesi cf. *belgica:*	11 Rhachis-Ringe,	8 Rippen-Paare.

Eine weitere Aufgliederung des Rhachis-Endes mit fortschreitendem Wachstum unterbleibt; das Rhachis-Ende ist kurz, oder die Rhachis ist völlig aufgegliedert und ein Rhachis-Ende fehlt.

Zur dritten Gruppe gehören *Brachymetopus maccoyi spinosus* und *Phillipsia truncatula.* Für sie können folgende Zahlen gegeben werden:

Brachymetopus maccoyi spinosus:	10-17 Rhachis-Ringe,	9 Rippen-Paare.
Phillipsia truncatula:	12-17 Rhachis-Ringe,	12 Rippen-Paare.

Bei den Arten dieser Gruppe stimmen Anzahl der Rhachis-Ringe und Rippen-Paare nur bei den kleinsten Exemplaren ungefähr überein. Im Verlauf des Wachstums wird der Unterschied in der Anzahl zwischen beiden immer größer, bis bei den beobachteten Fällen fast doppelt soviel Rhachis-Ringe wie Rippen-Paare vorhanden sind. Der Zuwachs an Rhachis-Ringen ist wahrscheinlich mit der Anzahl der Häutungen gekoppelt, die noch im Holaspis-Stadium stattfinden. Nähere Angaben lassen sich nicht machen, da sich Häutungen in keiner Weise im Kontinuum der Regression bemerkbar machen. Auch kann nicht gesagt werden, ob die Zugehörigkeit zu dem einen oder dem anderen ontogenetischen Typ für ganze Gattungen kennzeichnend ist, weil nur je eine Art einer Gattung für die Untersuchung zur Verfügung stand. Daß relativ nahe Verwandte sich unterschiedlich verhalten, zeigen *Phillipsia* und *Cummingella,* von denen die erste durch fortlaufenden Zuwachs, die zweite durch Konstanz der Segment-Anzahl gekennzeichnet ist.

3. Veränderungen der Skulptur.

Da alle 5 untersuchten Arten Skulptur haben, die auf den Pygidien in Form einer Höcker-Reihe die Rhachis-Ringe und Pleural-Rippen überzieht, kann auch über deren ontogenetische Entwicklung etwas ausgesagt werden. Die Veränderungen betreffen die Stärke der Skulptur sowie Wechsel in der Anzahl der Einzel-Elemente. In der Stärke der Skulptur sind alle drei denkbaren Möglichkeiten verwirklicht: Verstärkung der Skulptur mit fortschreitendem Wachstum tritt bei *C. (Belgibole)* und *Cummingella* auf, annähernd gleichstarke Ausprägung der Höcker in allen Stadien zeigen *Piltonia* und *Phillipsia,* deutliche Reduktion der Skulptur findet man bei *Brachymetopus.* Änderungen in der Anzahl der Höcker pro Rhachis-Segment stehen im Zusammenhang mit der allgemeinen Tendenz der Skulptur-Entwicklung: Verstärkung der Skulptur geht mit Zunahme der Höcker-Anzahl einher, Reduktion mit deren Abnahme. In Tab. 3 sind diese Zusammenhänge dargestellt.

Ebenfalls unterschiedlich verhält sich die Ausbildung des Rand-Saumes und der Rippen. Im Zusammenhang mit der stärkeren Wölbung der Pygidien bei fortschreitender Vergrößerung wird der breite, schelfartige Rand-Saum bei *Cummingella* steiler gestellt und verschmälert. Weniger auffällig, jedoch gleichsinnig gerichtet sind die Veränderungen, die an den Pygidien von *C. (Belgibole)* auftreten; bei ihr ist der Rand schwächer ausgeprägt und weniger deutlich gegen

die Rippen abgesetzt. Eine gänzlich andere Entwicklung zeigt *Brachymetopus*, bei dem eine Reduktion der dornartig den Rand überragenden Rippen eintritt; dabei wird der Rand des Pygidiums allmählich glatt. Gleichsinnig ist bei allen Arten wieder die Vertiefung der Furchen (Dorsal-Furchen, Rhachis-Furchen, Rippen- und Pleural-Furchen) und ein steilerer Abfall des Rhachis-Endes mit zunehmender Größe.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die an dem vorliegenden Material eintretenden Veränderungen während der postlarvalen Ontogenie vielfältig sind und in ihren verschiedenen Kombinationen einen starken Wandel der äußeren Erscheinung hervorrufen können. Die Zusammenstellung in Tab. 4 zeigt die veränderlichen Merkmale und die beobachtete Richtung der Veränderungen.

Tabelle 4. Zusammenstellung der im Verlauf der postlarvalen Ontogenie eintretenden morphologischen Veränderungen an den Pygidien der Trilobiten von Modave und Antoing.

Merkmal	Richtung der Änderung
Gesamt-Umriß	Gleichsinnig auf länger und schmaler gerichtet.
Rhachis-Umriß	Gleichsinnig auf Verlängerung und Verbreiterung der Rhachis gegenüber dem Gesamt-Umriß gerichtet.
Wölbung	Gleichsinnig auf Zunahme der Wölbung gerichtet.
Furchen	Gleichsinnig auf Vertiefung gerichtet.
Rhachis-Ringe	Unterschiedlich: Anzahl gleichbleibend oder zunehmend.
Anzahl der Rippen	Konstant beim untersuchten Material.
Ausbildung der Rippen	Unterschiedlich: Sowohl vorgreifend (Verschmälerung des Rand-Saumes) als auch kürzer werdend (bei *Brachymetopus*).
Stärke der Skulptur	Zunehmend, gleichbleibend oder abnehmend.
Höcker-Anzahl auf den Rhachis-Ringen	Zunehmend, gleichbleibend oder abnehmend.
Rand-Saum	Reduktiv, Verschmälerung herbeiführend.
Rhachis-Ende, Rhachis-Leiste	Deutlicher ausgeprägt, steiler werdend.

Der Beginn des Holaspis-Stadiums.

Alle an den Pygidien der verschiedenen Arten festgestellten und in Tab. 4 zusammengefaßten Veränderungen verlaufen allmählich, kontinuierlich; an keiner Stelle kann ein sprunghaftes Vorwärts-Schreiten beobachtet werden, das einen scharfen Einschnitt im ontogenetischen Werdegang anzeigt. Es läßt sich also auch der Beginn des Holaspis-Stadiums (im Sinne der Beendigung des Segment-Zuwachses am Thorax, nach Raw 1925: 226) an den isolierten Pygidien nicht feststellen. Da eine echte Segment-Vermehrung an den untersuchten Beispielen nicht mehr eintritt (die Anzahl der Rippen-Paare bleibt konstant), ist der Verfasser geneigt, den gesamten jeweils überschaubaren Bereich dem Holaspis-Stadium zuzurechnen und alle beobachteten Änderungen dem „postlarvalen" Abschnitt der Ontogenie zuzuordnen.

Der Einfluß der postlarvalen ontogenetischen Änderungen auf die systematische Bewertung der Pygidien.

Vielfach werden — besonders bei karbonischen Trilobiten, die meist nur als isolierte Panzer-Teile vorliegen — in der Literatur neue Arten oder auch höhere Kategorien gänzlich oder doch großenteils auf Grund isolierter Pygidien aufgestellt; Beispiele sind die Untergattungen *Brachymetopus (Brachymetopus)* McCoy 1847 und *Brachymetopus (Brachymetopina)* Reed 1903 sowie die Arten *Cyrtosymbole (Macrobole) hercules* Rud. & E. Richter 1951, *Cyrtosymbole (Macrobole?) ogivalis* Rud. & E. Richter 1951, *Cummingella? costabisulca* Goldring 1958, *Piltonia fryi* Goldring 1958 und andere. In allen diesen Fällen (und meist zusätzlich auch dort, wo Cranidien und Freiwangen bekannt sind), werden Ring- und Rippen-Anzahlen sowie Skulptur-Verhältnisse vorwiegend zur Abgrenzung verwandter Arten benutzt. Die Gliederung des *Cummingella jonesi*-Kreises und des *Phillipsia truncatula*-Kreises durch Weber 1937 liefert gute Beispiele. Wie zweifelhaft ein derartiges Vorgehen bei nur wenigen Exemplaren und ungenügender Kenntnis des ontogenetischen Verhaltens der Art sein kann, geht aus dem weiter oben gesagten hervor. *Breiten/Längen- und andere Quotienten sind nur dann zur Abgrenzung verwendbar, wenn annähernd gleichgroße Exemplare verglichen werden; Segment-Anzahlen der Rhachis sind nur dann uneingeschränkt brauchbar, wenn die Zugehörigkeit der Art zu dem Kreis mit konstanten Segment-Verhältnissen nachgewiesen ist.* Immer dann, wenn die Anzahl der Rhachis-Ringe die Anzahl der pleuralen Rippen-Paare beträchtlich übersteigt, handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um Angehörige der anderen Gruppe (mit fortlaufender Ring-Zunahme auf der Rhachis), und die systematische Verwertbarkeit dieser Merkmale ist wiederum auf gleichgroße Exemplare einzuschränken. Das gleiche gilt für die Benutzung der Skulptur in systematischer Hinsicht.

Es ergibt sich daraus, daß an isolierten Pygidien der systematische Wert einzelner Merkmale recht unterschiedlich ist und daß sich deren Bedeutung je nach Art der ontogenetischen Entwicklung ändert. Ein relativ konstantes Merkmal, das sich nur bei echtem Segment-Zuwachs ändert, ist die Anzahl der Pleural-Rippen (vom letzten, oft schlecht ausgebildeten Paar abgesehen), und größere Abweichungen in ihrer Anzahl dürften realen systematischen Unterschieden entsprechen. Die Anzahl der Rhachis-Ringe hingegen läßt sich systematisch nur verwerten, wenn die Konstanz dieses Merkmals im Verlauf der postlarvalen Ontogenie durch größeres Material gesichert werden kann; so erweist es sich nach der auf S. 466 gegebenen Gruppen-Einteilung in der hier untersuchten Fauna als brauchbar zur Abgrenzung der Arten von *Piltonia* gegeneinander, und auch bei *C. (Belgibole)* ist es zur Abgliederung der als *C. (Belgibole)* sp. bezeichneten Exemplare zu verwenden; gleichfalls ist es für die Bestimmung der Unterarten von *Cummingella jonesi* von Nutzen, weil auch bei dieser die Segment-Konstanz nachgewiesen ist.

Unbrauchbar aber ist dieses Merkmal im Bereich von *Brachymetopus* und *Phillipsia*. Daß die Untergattungen *Brachymetopus (Brachymetopus)* und *B. (Brachymetopina)* nur unterschiedliche ontogenetische Stadien darstellen, die von der gleichen Art durchlaufen werden, wurde in Teil 2 (Hahn 1964c: 358-360) gezeigt; die Aufstellung zweier Untergattungen erübrigt sich also. Auch die Anzahl

der *Brachymetopus*-Arten dürfte sich — unter dem Gesichtspunkt der ontogenetischen Umwandlung betrachtet — wahrscheinlich verringern. Ähnliches gilt für *Phillipsia*. Seitdem das Cranidium von *Phillipsia truncatula glabra* Weber 1937 bekannt ist, das im Abbau der groben *truncatula*-Skulptur eine Tendenz im Richtung auf *Ph. gemmulifera* zeigt, bleibt nur noch der Umriß der Glabella als Art-Unterschied. An Hand der Pygidien sind sowohl *Ph. truncatula* und *Ph. gemmulifera* als auch die verschiedenen Unterarten der ersteren Art nicht voneinander zu unterscheiden, weil sie fast nur auf Grund von Merkmalen getrennt werden, die sich in diesem Formenkreis mit der Ontogenie verändern, so daß eine garnicht reale Aufgliederung vorgetäuscht wird. Aus diesem Grunde ist die Zuordnung des *Phillipsia*-Materials zu einer Unterart unterblieben, und die Bestimmung der *Phillipsia*-Art erfolgte lediglich nach dem Glabella-Umriß.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei der systematischen Bewertung isolierter Pygidien auf Grund der hier behandelten Merkmale größere Vorsicht am Platze ist, als manchmal geübt wird, und daß nur mit einem Einblick in den Verlauf der postlarvalen Ontogenie eine Verwechselung ontogenetisch bedingter und spezifischer, tatsächlich trennender Merkmale und damit eine Aufstellung überflüssiger Arten vermieden werden kann.

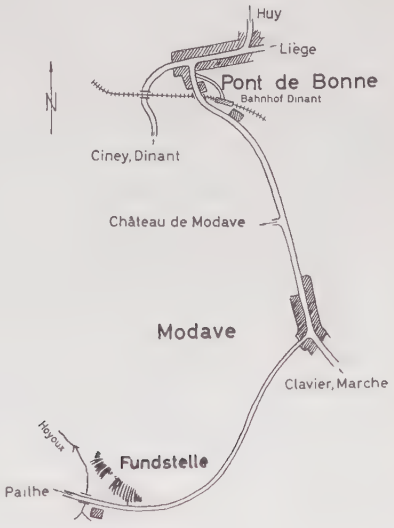


Abb. 3. Lage der Trilobiten-Fundstelle bei Modave, E-Belgien.

Fundort und Fundschicht der Modave-Trilobiten.

Lage des Fundortes.

Die in Hahn 1963, 1964c und in vorliegender Arbeit beschriebenen Trilobiten entstammen zwei eng benachbarten, in der Beschaffenheit und Lagerung des Gesteins sowie in der Fossilführung einander gleichen Aufschlüssen aus dem Kohlenkalk der Ardennen. Der Fundort befindet sich in E-Belgien, bei der Ortschaft Modave, etwa 10-15 km SSE der Stadt Huy. Es handelt sich um eine natürliche, in der Mitte zertalte und unterbrochene Steilwand, die etwa NNW-SSE verlaufend, mit ihrer S-Begrenzung an die Straße Modave-Pailhe grenzt und sich nach N dem Flüßchen Hoyoux nähert. Von der Straßenbrücke über den Hoyoux aus ist der Aufschluß gut sichtbar (siehe Abb. 3).

Gesteins-Aufbau und Tektonik.

Der Aufschluß besteht insgesamt aus gut gebankten, grauen bis schwarzen Kalken des Unterkarbons. Die Einzelbänke sind durchschnittlich 0·65-1·00 m dick. Eine feinere Schichtung ist in der Regel nicht wahrnehmbar. Die Kalke gehören einer etwa 60° streichenden Sattelzone an (siehe geol. Kt. von Belgien [Inst. cartograph. militaire, échelle du 160 000, pl. 8; 1945]). Der Aufschluß verläuft annähernd quer zum Streichen des Sattels und zeigt tektonisch wenig gestörte, nur von einigen Klüften durchzogene Kalke; am NW-Ende fallen die Kalkbänke schwach (höchstens mit 10° Neigung) nach NW ein, in den übrigen Teilen liegen sie annähernd waagerecht. Sie sind in einer Mächtigkeit von etwa 15 m aufgeschlossen; die oberen Teile sind nur stellenweise zugänglich.

Der größte Teil des Gesteins ist dunkelgrau bis fast blauschwarz. Es ist hart und zerspringt beim Anschlagen oder in Folge der natürlichen Aufarbeitung in scharfkantige, scherbige Brocken. Es ist fossilarm; nur Querschnitte von Korallen und einzelne Brachiopoden-Reste waren in ihm zu beobachten. Eine merkliche Kieselbeimengung konnte beim Auflösen in Salzsäure nicht nachgewiesen werden. Jedoch sind den dunklen Kalken einige harte, je etwa 10 cm dicke Hornsteinbänke zwischengeschaltet, die als Rippen hervortreten; sie enthalten keine Makrofossilien.

Neben diesem dunklen Gestein, das den größten Teil des Aufschlusses einnimmt, findet man an verschiedenen Stellen hellgraue, weiche Mergelkalke. Soweit beobachtet werden konnte, bilden sie keine durchgehenden Bänke, sondern verzahnen sich innerhalb einer Bank unregelmäßig mit den anfangs beschriebenen Kalken. Diese Mergelkalke sind weich. Sie zerfallen nicht scherbig und verwittern leicht unter völligem Zerfall zu einem zuckerartigen Kalkstaub. Sie sind deshalb nur selten im Schutt vorhanden, lassen sich aber in größeren Mengen an Spalten finden oder aus dem Anstehenden schlagen. Während sie im unteren Teil des Aufschlusses häufig sind, werden sie nach oben seltener; in den oberen Partien konnten sie überhaupt nicht mehr gefunden werden, obwohl auch dort das Anstehende stellenweise gut untersuchbar war. Ebenso wie die harten, dunklen Kalke sind sie bituminös und stinken beim Anschlagen. Ihr wichtigstes Kennzeichen ist der Reichtum an Lebens-Resten. Ihnen allein entstammen die hier behandelten Trilobiten sowie eine reiche Begleit-Fauna. Alle Fossilien sind ursprünglich Schalen-Exemplare; Abdrücke bzw. Steinkerne sind im allgemeinen erst durch Beschädigung bei der Bergung oder Präparation entstanden. Der Erhaltungszustand der Schalen-Exemplare ist bei den Trilobiten außerordentlich gut; es sind häufig noch alle Einzelheiten der Skulptur vorhanden, z. B. Stacheln oder die Linsen der Augen. Jedoch sind die Schalen weich und sehr empfindlich gegen jede mechanische Beanspruchung. Tektonische Verformung ist vorhanden, jedoch allgemein gering. Auch Verzerrungen in vertikaler Richtung durch Setzung des Sediments während der Diagenese treten im allgemeinen wenig in Erscheinung.

Die stratigraphische Stellung der Fundschichten.

Wie bereits erwähnt wurde, treten die trilobitenführenden Mergelkalke vor allem in den unteren Teilen der untersuchten Schichten auf, von der Basis des Aufschlusses an bis etwa 6 m darüber. Aus höher liegenden Kalkbänken konnte kein Material geborgen werden. Die Aussagen über das Alter der Fundschichten beziehen sich also nur auf ihre untere Hälfte.

Folgende Trilobiten wurden in den Mergelkalken gefunden:

Cyrtosymbolinae:

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica Hahn 1963.

Brachymetopidae:

Brachymetopus maccoyi spinosus Hahn 1964a.

Phillipsiidae:

Piltonia kuehnei kuehnei Hahn 1964c,

Cummingella jonesi cf. *belgica* (V. N. Weber 1937),

Phillipsia truncatula (Phillips 1836).

Cummingella konnte an jedem der untersuchten Fundpunkte innerhalb des Aufschlusses gesammelt werden; *Brachymetopus* wurde im Anstehenden an einer der höchsten und an einer der tiefsten Stellen des Sammelbereichs angetroffen; auch er dürfte durch den gesamten untersuchten Schichtenkomplex hindurchziehen. *Piltonia* wurde 4-5 m über der Basis gefunden, zusammen mit den beiden bereits genannten Gattungen. Die genaue Fundschicht von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* ist unbekannt, weil alle zu ihr gehörigen Reste aus losen Brocken präpariert wurden; da das Ausgangsmaterial von einer 5-6 m über der Sohle befindlichen Terrasse stammt, ist *C. (B.) belgica* in mittlerer Höhe des Aufschlusses zu erwarten. Auf die Häufigkeit und auf die einzelne Verteilung der Reste im Gestein wird im nächsten Abschnitt ausführlich eingegangen.

Die Fauna gehört dem Unterkarbon II (= *Pericyclus*-Stufe, = *Liobole*-Stufe) an, und zwar dürfte sie exakt den „Calcaire de Calonne" (= Zone des *Pericyclus princeps* (de Koninck 1842) nach D. Delépine 1940, = Zone IIα-β der deutschen Gliederung, = Zone c_1 nach Vaughan 1915, = oberstes Tournai) entsprechen. Das wird bewiesen durch den Fund des Goniatiten *Pericyclus* cf. *princeps:* Dieser entspricht in der Windungs-Höhe und -Breite sowie im Rippen-Abstand und im Rippen-Verlauf den von Delépine 1940: Taf. 1 Fig. 12-15 abgebildeten Exemplaren. Wie bei diesen sind die Costae an der Naht gegabelt und ventral zurückgebogen; ventrale Rippen-Gabelungen oder Schalt-Rippen treten nicht auf. Die Sutur ist nicht erhalten. Der Steinkern ist etwas deformiert (siehe Taf. 1 Fig. 1). Das Alter der untersuchten Schichten kann somit als oberstes Tournai ermittelt werden; die Schichten sind etwas älter als auf der auf Seite 472 erwähnten geologischen Karte angegeben, auf der sie in das untere Visé gestellt werden. (Eine ausführliche Erörterung der Unterkarbon-Stratigraphie ist zu finden in H. Böger 1962: 134-138.)

Die Begleitfauna.

Wie bereits angedeutet, sind die Mergelkalke sehr fossilreich und enthalten eine Fauna, die sich vor allem aus Filtrierern zusammensetzt. Beim groben Durchmustern des Kalkes zeigt sich ein starkes Vorherrschen der Brachiopoden, die etwa 50% der Makrofauna stellen. Beim genaueren Studium des Materials mit der Lupe erkennt man jedoch, daß Ostracoden ebenso häufig wie Brachiopoden auftreten. Die dritte häufige Komponente sind Bryozoen, unter denen vor allem *Fenestella plebeja* McCoy in über 5 cm großen Stöcken auffällt. Die übrigen Faunen-Elemente — Muscheln, Schnecken, Korallen, Stachelhäuter — treten daneben etwas in den Hintergrund; sie sind jedoch gleichfalls nicht selten zu finden. Cephalopoden hingegen sind nur sehr vereinzelt beobachtbar[2]).

Im einzelnen kann gesagt werden[3]):

Brachiopoden wurden in mehr als hundert Exemplaren im Gelände gefunden. Vertreter aus der Gruppe des *Productus semireticulatus* (Martin) herrschen vor; außerdem sind andere Productiden sowie Spiriferen des *clathratus*-Kreises zu nennen. Ostra-

[2]) Eine spezielle Untersuchung auf Mikrofauna wurde nicht vorgenommen.

[3]) Da eine eingehende Bestimmung der Begleitfauna ohne Spezial-Studien nicht möglich ist, wird hier lediglich ein grober Überblick gegeben, um den Leser über die Zusammensetzung der Fauna zu orientieren.

coden sind ebenso häufig und erreichen eine beträchtliche Größe (bis annähernd 1 cm Länge). Es sind meist glattschalige Exemplare; jedoch treten vereinzelt auch solche mit reticulater Schalen-Oberfläche auf. Wie die Brachiopoden, kommen sie überall in den Mergelkalken vor. Bryozoen sind stellenweise häufig; jedoch findet man ihre Reste auch sonst überall. Kelche von Einzel-Korallen gehören gleichfalls noch zu den häufigen Fossilien, obwohl ihre Anzahl merklich geringer ist als bei den zuvor genannten Tier-Gruppen. Ihre Erhaltung ist meist ungünstig. Die Kelche sind völlig mit Sediment gefüllt; der Septenbau ist verborgen. Eine Bestimmung mit Hilfe von Dünnschliffen wurde nicht vorgenommen. Isolierte Stielglieder von Seelilien sind gleichfalls nicht selten.

Schnecken und Muscheln gehören bereits zu den Einzelfunden. Ihre Anzahl mag im Vergleich zu der Menge der Brachiopoden etwa 1:10 oder noch etwas weniger betragen. Nachgewiesen wurden *Euomphalus* cf. *pentangulus* (Sowerby), *Naticopsis* sp. und *Platyceras* sp. unter den Gastropoden, *Macrodon* sp. und *Conocardium* sp. unter den Lamellibranchiaten. Die Funde von Cephalopoden beschränken sich auf den einen, bereits genannten *Pericyclus* cf. *princeps* sowie auf das Bruchstück eines *Michelinoceras*-Steinkernes von 4 cm ⌀ und 5 cm Länge.

Die Beziehungen der Trilobiten-Fauna von Modave zu anderen Trilobiten-Faunen des Unterkarbons.

Neuere Bearbeitungen von Trilobiten-Faunen der *Gattendorfia*- und *Pericyclus*-Stufe Mittel- und W-Europas haben vor allem Rud. & E. Richter (1949, 1951) und R. Goldring (1955, 1958) geliefert, und mit ihrer Hilfe sind Aussagen über die stratigraphische Verbreitung einiger Unterkarbon-Gattungen möglich. An Hand dieser Arbeiten kann auch geprüft werden, in welchem Zusammenhang die Trilobiten-Fauna des Ober-Tournai von Modave zu anderen Trilobiten-Gesellschaften steht. Der zeitliche Zusammenhang der in den letzten Jahren beschriebenen Trilobiten-Faunen der *Gattendorfia*- und *Pericyclus*-Stufe ist in Tab. 5 dargestellt. Dieses Schema soll die ungefähre Stellung der bekannten Faunen zueinander angeben und folgt im wesentlichen Delépine 1940: 26-27. Größere Genauigkeit ist bei den heute teilweise noch recht schlechten Parallelisierungs-Möglichkeiten einzelner Schichtglieder innerhalb Mittel- und W-Europas nicht zu erreichen (vgl. zur Stellung der Zone K Goldring 1958: 231-233, zur Begrenzung der Pilton Beds Goldring 1955: 28-31, zur Gliederung der *Pericyclus*-Stufe Rud. & E. Richter 1949: 64-66).

Die Fauna von Modave ist (Tab. 5) älter als die der Erdbacher Kalke und auch als das von Reed 1942-1943 beschriebene Material[4]).

Zur Erdbach-Fauna zeigt sie keinerlei Beziehungen, denn es tritt keine gemeinsame Gattung auf. Die Erdbach-Fauna setzt sich — soweit beschrieben — aus den Gattungen *Liobole* Rud. & E. Richter 1949, *Cystispina* Rud. & E. Richter 1939 und *Phillibole* Rud. & E. Richter 1937 zusammen, die sämtlich in Modave fehlen.

---

[4]) F. R. C. Reed gibt ohne genauere Stufen-Bezeichnung folgende Fundorte an:
Lower Carboniferous (Ashfell Limestone); near Kirkby Stephen, Yorks.
Lower Carboniferous; Clitheroe, Lancs.
Upper Carboniferous Limestone Group (Calmy Limestone); Linn Spout, Dalry, Ayrshire.
Shale in Lower Carboniferous Series; Garple Burn, Muirkirk, Ayrshire.
Lower Carboniferous Series; Leslie, Fife.
Carboniferous Limestone (Upper Limestone); Balladoole, Isle of Man.
Carboniferous Limestone; Twiston, Lancs.
Carboniferous Limestone Series; Invertiel and Bogie, Kirkcalgy, Fife.
Zone 19, Lower Limestone Series; Fife.

Tabelle 5. Schematische Übersicht über die von F. R. C. Reed (1942, 1943), R. Goldring (1955, 1958) und Rud. & E. Richter (1949, 1952) beschriebenen Trilobiten-Faunen aus der *Gattendorfia-* und *Pericyclus*-Stufe.

Stufe		Zone	England		Belgien	Deutschland
Visé	*Pericyclus*-Stufe = *Liobole*-Stufe	S_{1-2}	Carboniferous Limestone (Fauna: F. R. C. Reed 1942-1943)			
		$C_2 = II\gamma$				Erdbacher Kalk (Fauna: Rud. & E. Richter 1949)
		$C_1 = II\alpha\text{-}\beta$	Pilton C (Fauna: R. Goldring 1955)		Fauna von Modave	
Tournai	*Gattendorfia*-Stufe = *Liobolina*-Stufe	Z_2	Pilton B (Fauna: R. Goldring 1955)	Lower Tournaisian Limestone Facies (Fauna: R. Goldring 1958)		
		Z_1				Hangenberg-Kalk (Fauna: Rud. & E. Richter 1951)
Etroeungt		K_2	Pilton A (Fauna: R. Goldring 1955)			

Enger sind die Beziehungen zu den Funden, die Reed beschrieben hat, durch das gemeinsame Vorkommen von *Cummingella*. Unter den übrigen Faunen-Bestandteilen herrscht aber auch in diesem Falle keine weitere Übereinstimmung: In Modave fehlen wichtige englische Gattungen der Phillipsiidae *(Griffithides, Weberides)*, im „Carboniferous Limestone" *Cyrtosymbole* und *Piltonia*.

Die Fauna des Pilton C zeigt eine ähnliche, nur ärmere Zusammensetzung wie die von Modave. Goldring gibt nur *Brachymetopus maccoyi woodwardi* (Whidborne 1896) und *Piltonia salteri* Goldring 1955 an. Auffällig ist das Fehlen der Cyrtosymbolinae (die im Pilton B recht zahlreich vertreten sind), weniger auffällig ist das Fehlen von *Cummingella* und *Phillipsia*, die allgemein an die kalkige Fazies gebunden bleiben.

Recht eng schließlich sind die Beziehungen der Fauna von Modave zu den Trilobiten-Gesellschaften der *Gattendorfia*-Stufe, sowohl in deren kalkiger Ausbildung als auch in der Cephalopoden-Fazies. Mit dem Pilton B ist ihr *Brachymetopus* gemeinsam, mit der Fauna der englisch-belgischen Kalk-Fazies *Brachymetopus, Phillipsia* und *Piltonia; Cummingella* hingegen wird als „doubtfully present" angegeben (Goldring 1958: 232). Auch *Cyrtosymbole (Belgibole)* zeigt in ihrer Morphologie am meisten Beziehun-

gen zu dem *Cyrtosymbole (Waribole)*-Kreis der *Gattendorfia*-Stufe Deutschlands und des Pilton B. *Liobolina* Rud. & E. Richter 1951 und *Moschoglossis* Goldring 1958 jedoch findet man in Modave nicht. Im einzelnen weisen die Trilobiten von Modave auf folgende nähere Beziehungen:

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica:	zu dem *Cyrtosymbole (Waribole)*-Kreis der *Gattendorfia*-Stufe.
Brachymetopus maccoyi spinosus:	zu *Brachymetopus maccoyi woodwardi* der *Gattendorfia*-Stufe und *B. m. maccoyi* der *Pericyclus*-Stufe.
Piltonia kuehnei kuehnei:	zu *Piltonia fryi (Gattendorfia*-Stufe) und *P. salteri* (Pilton B).
Cummingella jonesi cf. *belgica:*	zu den Vertretern der gleichen Art im (?höheren) Kohlenkalk Englands und Belgiens.
Phillipsia truncatula:	zu den Vertretern der gleichen Art in der *Gattendorfia*-Stufe Englands (Goldring 1958: 231).

Es ist zu ersehen, daß die Trilobiten-Fauna von Modave sich aus Formen zusammensetzt, die zum Teil ihre Haupt-Verbreitung in der *Pericyclus*-Stufe haben — *Brachymetopus maccoyi, Cummingella jonesi* —, während andere Formen mit ihren Beziehungen mehr zur *Gattendorfia*-Stufe weisen — *Phillipsia truncatula, Piltonia kuehnei.* Die für den „Carboniferous Limestone" Englands wichtigen Gattungen fehlen weitgehend. Daraus ergibt sich die Folgerung, daß die Fauna von Modave den Trilobiten-Faunen der *Gattendorfia*-Stufe näher steht als den Trilobiten-Faunen des höheren Unterkarbons, so daß die durch das Auftreten von *Pericyclus* cf. *princeps* gewonnene Alters-Einstufung in die untere *Pericyclus*-Stufe (oberstes Tournai) also auch durch die Zusammensetzung der Trilobiten-Fauna bestätigt wird.

Erhaltung und Einbettung der Trilobiten-Reste.

Wie meistens bei den Trilobiten-Funden aus dem Unterkarbon, handelt es sich auch bei dem vorliegenden Material um lose Panzer-Teile — Cranidien, Freiwangen, Hypostomata, Rumpf-Segmente und Pygidien —, die aus ihrem Verband gelöst eingebettet sind. Nur in wenigen Stücken (von *Brachymetopus* abgesehen) liegen Cranidien und zugehörige Freiwangen in ihrem ursprünglichen Zusammenhang vor; nur ein Exemplar von *Cummingella* ist annähernd vollständig erhalten. Auf die gute Erhaltung der Reste wurde bereits hingewiesen. Durch ihre hellere, gelblichgraue Färbung fallen die Schalen in der dunkler grauen Matrix leicht auf. Entsprechend der weichen, mergelig-kalkigen Ausbildung des Gesteins sind auch die Lebens-Reste äußerst empfindlich gegen jede mechanische Einwirkung, insbesondere in den angewitterten, weitgehend entkalkten Gesteins-Anteilen, die sich zwischen den Fingern brechen und zerreiben lassen. Wie in der Regel bei Karbon-Trilobiten, sind die vorliegenden Panzer-Teile klein, — meistens nicht länger als 1 cm.

Innerhalb der schlecht geschichteten Mergelkalke erfolgte die Einbettung der Reste in allen denkbaren Lagen: sowohl mit der Dorsal-Seite nach oben als auch um 180° gedreht, außerdem in jedem Winkel zwischen diesen beiden Extremen. Ein kleiner Gesteinsblock von etwa 8×8 cm² Oberfläche läßt diese Verhältnisse gut beobachten. Die Gegenplatte ist ebenfalls vorhanden; sie liegt jedoch der Unterplatte nicht überall lückenlos an. Schicht-Fläche und Gegenfläche zeigen eine große Menge von *C. (Belgibole)*-Resten, außerdem von anderen Arten nur ein *Brachymetopus*-Pygidium. Die Verteilung der *C. (Belgibole)*-Reste auf dem Block ist in Tab. 6 angegeben.

Insgesamt sind auf beiden Blockflächen — unabhängig voneinander gezählt — rund 80 Panzer-Reste in Normal-Lage vorhanden (etwa 60 Panzer-Teile auf der Unterplatte, etwa 20 Abdrücke auf der Gegenplatte) und 35 umgekehrt zur Normal-Lage (etwa 15 Abdrücke auf der Unterplatte und 20 Panzer-Teile auf der Gegenplatte). Die Einbettung ist also in allen möglichen Lagen erfolgt, allerdings unter Bevorzugung der Dorsal-oben-Lage (= 70% der Reste), die der Haltung im Leben entspricht, oder in Stellungen, die bis zu 45° zu dieser gekippt sind und bei den Vergleichen der Normal-Lage zugerechnet wurden. Von einer einheitlichen Einkippung im Sinne Rud. Richter's kann nicht gesprochen werden, ein Indiz, das gegen eine stärkere Wasserbewegung spricht.

Außerdem liegen kleinere und größere Reste wirr durcheinander, und die verschiedenen Panzer-Teile (Cranidia, Pygidia, Freiwangen) sind kaum sortiert[5]). Bevorzugte Lage-Richtungen lassen sich nicht ohne weiteres erkennen. Um eine exaktere Aussage machen zu können, wurde von einer willkürlich gewählten „N-Lage" aus (der Block wurde lose gefunden; eine absolute Orientierung ist deshalb nicht möglich) jeder Panzer-Rest (Schalen und Abdrücke) der Schicht-Fläche (ohne Berücksichtigung der Gegenfläche) eingemessen unter der Annahme, daß sich das jeweils kegelförmigere Panzer-Ende (bei den Cranidien der Vorder-Teil, bei den Pygidien der Hinter-Teil) in die Herkunfts-Richtung einer etwaigen Strömung einstellt. Sodann wurden die ermittelten Richtungen, zu jeweils 20° zusammengefaßt, in die Windrose eingetragen, wobei je 1 cm Strahlen-Länge einen in dieser Richtung gelegenen Panzer-Rest anzeigt. Das Ergebnis ist in Abb. 4 graphisch dargestellt. Die Darstellung zeigt, daß von einer einheitlichen Einregelung nicht gesprochen werden kann, bestenfalls von einer Bevorzugung der NW — SE-Lage bei der gewählten Orientierung; die Richtung der kegelförmigeren Panzer-Enden ist aber durchaus uneinheitlich. Läßt man dieses zuletzt genannte Kriterium außer acht, so ergibt sich, daß auf den recht breiten Spielraum von 80° (80°-160° bzw. 260°-340°), in dem die bevorzugten Richtungen liegen, nur erst 44 Exemplare von 67 entfallen; es verteilen sich also maximal 66% der Fragmente auf den bevorzugten Bereich, der 44% der Windrose entspricht. Diese Koppelung ist recht gering und spricht wiederum gegen eine stärkere Wasserbewegung zur Zeit der Sedimentation.

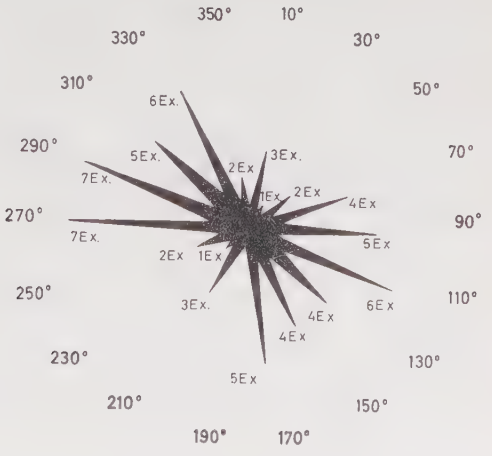


Abb. 4. Lage-Verteilung der 67 *Cyrtosymbole (Belgibole)*-Reste auf dem im Text (S. 476-479) beschriebenen Gesteinsblock von Modave (SMF 16897).

[5]) Auffällig ist das starke Zurücktreten der Rumpf-Segmente.

Tabelle 6. Verteilung der Reste von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* auf dem bei Modave gefundenen Block (SMF 16897) und seiner Gegen-Platte.

Panzer-Teile	Schicht-Fläche		Gegen-Fläche	
	Schalen-Exemplare in dorsal-oben-Lage	Abdrücke in dorsal-unten-Lage	Schalen-Exemplare in dorsal-oben-Lage	Abdrücke in dorsal-unten-Lage
Cranidien	25	8	6	8
Freiwangen	9	—	4	4
Hypostomata	5	—	2	—
Rumpf-Segmente	6	—	1	—
Pygidien	15	5	5	10

Aus diesem Befunden ist zu entnehmen, daß *zur Zeit der Sedimentation ein schlammiger, ruhiger, wenig bewegter Meeresboden ohne größere Strömungen* vorgelegen hat. Es ist weder eine einheitliche Sortierung nach der Schwerpunkts-Lage erfolgt, noch eine Einregelung. Die Panzer-Teile sind nach kurzem Transport in verschiedener Lage in den weichen Kalkschlamm eingesunken und haben ihre Position nicht mehr oder nur unwesentlich verändert. Nur die sehr leichten Rumpf-Segmente wurden fast vollständig entfernt, die Hypostomata zum Teil. Eine Zerstückelung ganzer Panzer durch Verfrachtung ist also nicht erfolgt. Bei der Mehrzahl der Reste handelt es sich um Exuvien, die unweit des Häutungs-Platzes zu Boden gesunken sind. Der Fund eines annähernd vollständigen, nur wenig zerstückelten *Cumingella*-Panzers weist jedoch darauf hin, daß ausnahmsweise auch wirkliche Trilobiten-Leichen eingebettet worden sind.

Häufigkeit und Verteilung der Trilobiten-Reste.

Die Aufsammlung des Materials erfolgte während zweier Gelände-Aufenthalte, erstens durch Dr. W. G. Kühne im Sommer 1957, zweitens durch den Verfasser im Sommer 1960. Bei der ersten Aufsammlung wurden lose Brocken des Mergelkalkes in größerer Menge zu beiden Seiten einer Kluft geborgen. Die Bearbeitung des daraus gewonnenen Trilobitenmaterials erbrachte folgende Verteilung[6]):

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica: 262 Reste = 64%.
Brachymetopus maccoyi spinosus: 92 Reste = 23%.
Piltonia kuehnei kuehnei: 5 Reste = 1%.
Cummingella jonesi cf. *belgica:* 46 Reste = 11%.
Phillipsia truncatula: 5 Reste = 1%.

Diese zahlenmäßige Zusammensetzung entspricht in keiner Weise den bei der zweiten Aufsammlung gewonnenen Resultaten. Bei der Begehung im Sommer 1960[7]) wurde anstehendes Gestein (Mergelkalk) an 10 Punkten in den unteren 5-6 m des Aufschlusses

[6]) Es sind hier alle identifizierbaren Reste angegeben, auch solche, die wegen zu schlechter Erhaltung bei der Bearbeitung der betreffenden Art nicht berücksichtigt werden konnten.

[7]) Es wurden rund 40 Arbeitsstunden auf das Durchklopfen des anstehenden Gesteins verwendet und dabei rund 150 Trilobiten-Reste gefunden; von diesen war die Hälfte für die weitere Bearbeitung geeignet.

Tabelle 7. Zahlenmäßige Aufteilung aller bei Modave und Antoing gesammelten Trilobiten-Reste auf die einzelnen Panzer-Teile.

Fp.	Art	Cranidia	Frei-wangen	Hypo-stomata	Rumpf-segmente	Pygidia	Σ
Modave	*Cyrtosymbole (Belgibole) belgica*	97	42	26	4 (11)*)	74	243
	Cyrtosymbole (Belgibole) sp.	—	—	—	—	19	19
	Brachymetopus maccoyi spinosus	47		—	2	45	94
	Piltonia kuehnei kuehnei	2	—	—	—	4	6
	Cummingella jonesi cf. *belgica*	25	20	2	2	60	109
	Phillipsia truncatula	3	—	—	—	5	8
Antoing	*Piltonia kuehnei antoingensis*	8	3	2	—	23	36
	Phillipsia cf. *gemmulifera*	1	—	—	—	2	3
	Σ	183	65	30	8	232	518

*) 4 Panzer-Reste mit zusammen 11 Thoracal-Segmenten liegen von *C. (Belgibole)* vor.

Tabelle 8. Prozentuale Verteilung der auf Block SMF 16897 und seiner Gegen-Platte gefundenen *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica*-Reste im Vergleich zur Gesamt-Anzahl der gefundenen *C. (B.) belgica*-Reste

Panzer-Teil	Block SMF 16897 und Gegen-Platte		Gesamt-Material	
	Anzahl	%-Anteil	Anzahl	%-Anteil
Cranidia	31	40	97	36
Freiwangen	13	17	42	15
Hypostomata	7	9	26	10
einzelne Rumpfsegmente	7	9	11	4
Pygidia	20	25	93	35
Σ	78	100	269	100

auf Trilobiten-Führung untersucht (höher wurden keine Mergelkalke gefunden). Diese 10 Stellen erbrachten stets Reste von *Cummingella* in etwa gleicher Fund-Dichte und Häufigkeit[8]); nur an einer Stelle wurden mehrere Exemplare von *Piltonia* gefunden. Auch *Phillipsia* wurde nur an einer Stelle angetroffen. *Brachymetopus* wurde an zwei Stellen in wenigen Exemplaren geborgen; *C. (Belgibole)* hingegen fehlte völlig. Die artenmäßige Ausbeute der zweiten Aufsammlung läßt sich folgendermaßen darstellen:

Cyrtosymbole (Belgibole) belgica:	0 Reste =	0%.
Brachymetopus maccoyi spinosus:	3 Reste =	2%.
Piltonia kuehnei kuehnei:	5 Reste =	3%.
Cummingella jonesi cf. *belgica:*	142 Reste =	93%.
Phillipsia truncatula:	4 Reste =	2%.

Diese Zahlen-Verhältnisse weichen überraschend stark von denen der ersten Aufsammlung ab, insbesondere durch das Fehlen von *C. (Belgibole)* und durch das starke Zurücktreten von *Brachymetopus;* sie bedürfen einer besonderen Erklärung, weil eine statistische Zufälligkeit für derartig große Unterschiede unwahrscheinlich ist.

Als Ursachen für die abweichenden Zusammensetzungen des Materials kommen zwei Gründe in Betracht: Entweder das Material der ersten Untersuchung stammt aus einer beim zweiten Besuch des Vorkommens (1960) nicht aufgefundenen Schicht mit entsprechender spezieller Fossil-Zusammensetzung, oder es liegt in der 1957 aufgelesenen Probe eine zufällige örtliche Häufung vor, und das Fossil-Material ist unabhängig von der Fund-Schicht inhomogen verteilt. Die erste Annahme erscheint unwahrscheinlich: Weil das Material einer Kluft entstammt, dürfen kaum alle Brocken aus dem gleichen Horizont und erst recht nicht aus der gleichen Bank stammen. Auch zeigen diese Brocken untereinander wieder eine unterschiedliche Verteilung der Arten. Es sei nur an den oben behandelten Block erinnert, der 76 Reste von *C. (Belgibole)*, außerdem aber nur ein Pygidium von *Brachymetopus* zeigt. Auch die Bergung von 5 *Piltonia*-Resten an einer der 10 untersuchten Stellen im Sommer 1960 spricht gegen diese Annahme und für die Häufung einzelner Arten an bestimmten Stellen. Da eine Zusammenschwemmung größerer Material-Mengen nicht in Betracht kommt, bleibt nur die Deutung, daß diese Arten g e s e l l i g lebten und sich zu „Herden" zusammenschlossen, zumindest aber g e m e i n s a m e H ä u t u n g s - P l ä t z e benutzten. Diese Deutung ist für *C. (Belgibole)* und *Piltonia* aus den Beobachtungen selber zu entnehmen. Für *Brachymetopus* gibt es keine entsprechenden Beobachtungen (die vorhandenen Reste wurden aus verschiedenen Blöcken isoliert); gewisse Anhaltspunkte ergeben sich jedoch aus dem Zahlenverhältnis der beiden Aufsammlungen. Für *Cummingella* trifft die Deutung nicht zu; die Panzer-Teile dieser Art treten in gleichmäßiger Verteilung überall auf, so daß es sich eher um einzeln lebende Tiere handelt, die weniger gesellig gewesen zu sein scheinen. Über *Phillipsia* kann ihrer Seitenheit wegen keine Aussage gemacht werden.

Insgesamt stellt sich die Verteilung der 5 aufgefundenen Trilobiten-Arten folgendermaßen dar: *C. (Belgibole), Cummingella* und *Brachymetopus* sind zahlreich (46%, 34% und 17% aller aufgefundenen Panzer-Teile); *Piltonia* und *Phillipsia* hingegen treten stärker zurück (2% und 1% aller Reste). *C. (Belgibole)* und *Brachymetopus* kommen stellenweise gehäuft vor und fehlen woanders völlig; *Cummingella* ist gleichmäßig verteilt; infolgedessen treten ihre Reste im Gelände auffällig in den Vordergrund.

Die tatsächliche Gleichaltrigkeit aller 5 Gattungen ergibt sich daraus, daß *Cummingella, Piltonia, Brachymetopus* und *Phillipsia* im Aufschluß an der

[8]) Obwohl diese *Cummingella*-Reste aus unterschiedlichem Niveau stammen, sind morphologische Unterschiede zwischen ihnen nicht erkennbar; es kann somit keine Untergliederung des Aufschlusses nach Trilobiten vorgenommen werden.

gleichen Stelle gefunden wurden, *Brachymetopus* und *C. (Belgibole)* aber auf dem schon mehrfach erwähnten Block gemeinschaftlich vorkommen, so daß es sich nachweislich um eine zusammengehörige Fauna handelt.

Insgesamt liegen von dieser Fauna 479 Panzer-Teile zur Untersuchung vor; 83 von den insgesamt 562 Fragmenten hingegen sind zur morphologischen Bearbeitung ungeeignet. Von Antoing, der zweiten Fundstelle, kommen 39 Exemplare hinzu, so daß für die morphologische und ontogenetische Bearbeitung insgesamt 518 Panzer-Reste zur Verfügung standen. Diese verteilen sich auf die einzelnen Arten in der in Tab. 7 angegebenen Weise.

Auffällig ist das starke Zurücktreten bzw. völlige Fehlen der Hypostomata, Rumpf-Segmente und Rostral-Platten bei allen Arten. Da die Präparation und quantitative Erfassung des Materials im Institut erfolgte, ist ein „Übersehen" und Vernichten dieser Fragmente weniger wahrscheinlich als beim Sammeln im Gelände. Eine Möglichkeit zur Kontrolle dieses subjektiven Fehlers des Bearbeiters bei der Präparation läßt sich aus einem Vergleich zwischen der Gesamt-Menge des gewonnenen *C. (Belgibole)*-Materials und der Anzahl der Panzer-Reste auf dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Block annähernd gewinnen. Der Block enthält auf Platte und Gegen-Platte (ohne die Negative, die zur Vermeidung von Doppelzählungen unberücksichtigt bleiben müssen) 78 Panzer-Reste. Das Ergebnis des Vergleichs ist in Tab. 8 zusammengestellt.

Aus Tab. 8 geht hervor, daß bei den kleineren Panzer-Teilen der prozentmäßige Anteil nur bei den Rumpf-Segmenten etwas stärker differiert; ganz allgemein kann aber festgestellt werden, daß die zufällig verteilten Reste auf dem Block eine ähnliche Zusammensetzung zeigen wie die durch die Präparation gewonnene Gesamt-Menge. Daraus kann geschlossen werden, daß das starke Zurücktreten der Hypostomata und Rumpf-Segmente objektive, d. h. nicht in Sammel- und Präparations-Methoden zu suchende Ursachen hat, daß also eine *Zerstreuung dieser kleinen und leichten Panzer-Teile schon bei geringer Wasser-Bewegung zur Zeit der Einbettung* eingetreten sein muß. Besonders auffällig wird der Unterschied in der Häufigkeit der einzelnen Panzer-Teile, wenn deren Anzahl auf Individuen umgerechnet wird: Cranidien und Pygidien ergänzen sich zu ungefähr 95 Individuen; die Freiwangen ergeben 21 Tiere, Hypostomata 26, Rumpf-Segmente aber nur ein Tier (wenn man die für Cyrtosymbolinae übliche Anzahl von 8-10 Segmenten zu Grunde legt). Daraus geht hervor, wie stark die Zerstreuung der Panzer-Teile ist und wie ungenügend selbst bei diesem recht großen Material bestimmte Teile des Panzers vertreten sind.

Zur Ökologie der Trilobiten von Modave.

Aus den Angaben im vorausgegangenen Abschnitt lassen sich einige Schlüsse in ökologischer Hinsicht ziehen, die im folgenden noch einmal zusammengefaßt werden sollen.

Den Lebens-Raum der Trilobiten kann man sich vorstellen als einen ruhigen, wenig bewegten Meeresboden, bedeckt mit einer flachen Kalkschlamm-Schicht, die sich nach unten verfestigt und in der sich bituminöses Material ansammelte; sie war der Lebens-Raum vieler filtrierender Organismen. Eine allgemeine Trübung des Wassers über dieser Bodenschicht dürfte jedoch nicht die Regel gewesen sein, weil das Auftreten von Korallen dagegen spricht. Die Korallen lassen außerdem auf relativ flaches und gut durchlüftetes Wasser schließen. Damit in Einklang steht die gute Ausbildung der Augen bei allen Trilobiten, mit mehreren hundert bis über tausend Ocellen je Auge. Die Trilobiten haben also wohl auf der Oberfläche der Kalkschlamm-Schicht gelebt. Eine ökologische Differenzierung zwischen den 5 Arten ist nicht zu beobachten: Sie

alle kommen im gleichen Gestein vor, zusammen mit der gleichen Begleit-Fauna. Daß *C. (Belgibole), Brachymetopus* und *Piltonia* gesellig, *Cummingella* hingegen einzeln lebte, wurde zu begründen versucht. Über Schwimm- und Einrollungs-Vermögen kann an Hand des vorliegenden Materials nichts ausgesagt werden.

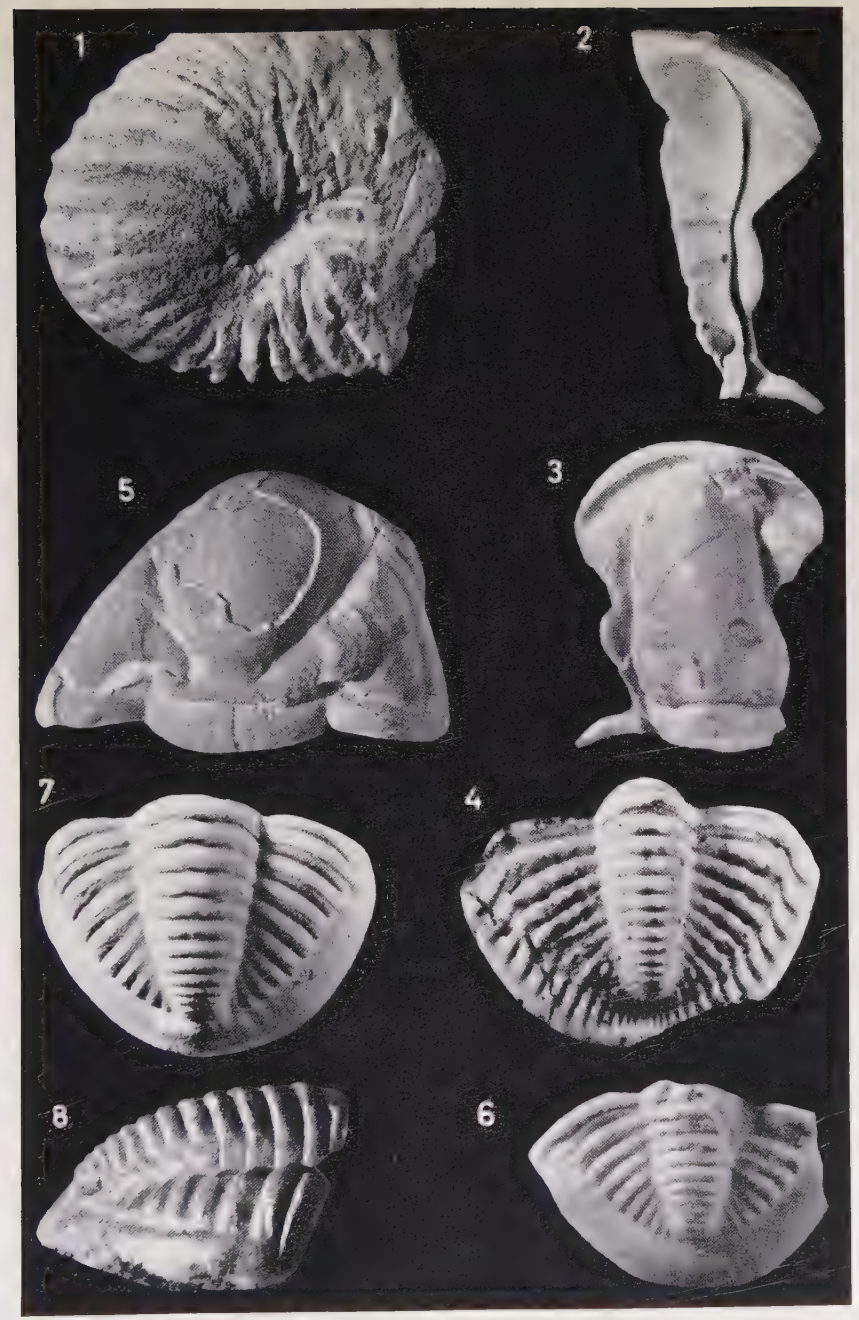
Von Interesse ist, daß in der Fauna von Modave die Gattung *Cyrtosymbole* auftritt, die im allgemeinen der Cephalopoden-Fazies angehört, also unter anderen ökologischen Bedingungen gelebt hat. *C. (Belgibole)* ist in dieser Hinsicht aufschlußreich; sie zeigt, daß die innerhalb *Cyrtosymbole* herrschende Tendenz, im Unterkarbon in verschiedenen Zweigen die Augen zu reduzieren, nicht überall auftritt, und daß Veränderungen im Verlauf der Facial-Sutur auch ohne Reduktion der Sehflächen vonstatten gehen können. Einerseits ist die Linsen-Anzahl nicht kleiner, eher größer als bei den *C. (Waribole)*-Arten, die *C. (Belgibole)* der Größe der Linsen-Felder nach zu urteilen am nächsten stehen. Andererseits ist jedoch nicht zu übersehen, daß das Auge von *C. (Belgibole)* bedeutend weniger Sicht-Möglichkeiten zuläßt als das der vier „typischen" Kalkfazies-Bewohner, die neben *C. (Belgibole)* an der Zusammensetzung der Trilobiten-Fauna beteiligt sind. Während bei diesen die Augen auf kleinen Sockeln sitzen und sowohl nach oben als auch nach außen, nach vorn und hinten gute Sichtmöglichkeiten zulassen, liegen die Ocellen bei *C. (Belgibole)* in der Wangen-Fläche; ein guter Ausblick ist also allein nach oben möglich. Auch bleibt die Linsen-Anzahl bedeutend geringer als bei *Brachymetopus* und *Cummingella* (bei *Piltonia* und *Phillipsia* waren keine Zählungen möglich). Mit dem Erscheinen von *Cyrtosymbole* in der Kalkfazies wird angezeigt, daß auch diese Gattung im Unterkarbon noch keineswegs der „phylogerontischen Degeneration" verfallen war, sondern im Gegenteil noch anpassungsfähig genug war, um sich neue Lebensräume erschließen zu können.

Tafel 43.

Unterkarbon II, *Pericyclus*-Stufe; Modave, E-Belgien.

Fig. 1. *Pericyclus* cf. *princeps* (DE KONINCK 1842). — Steinkern, SMF 16898; ×2½.
Fig. 2-4. *Phillipsia truncatula* (PHILLIPS 1836). — Alle Stücke beschalt; Dorsal-Ansichten.
2. Bruchstück eines Cranidiums, SMF 16972; ×6½.
3. Fast vollständiges Cranidium, SMF 16973; ×6½.
4. Fast vollständiges Pygidium, SMF 16976; ×5½.

Fig. 5-8. *Cummingella jonesi* cf. *belgica* (V. N. WEBER 1937). — Alle Stücke beschalt.
5. Fast vollständiges Cephalon, SMF 16967; ×4.— Dorsal-Ansicht.
6. Ziemlich vollständiges, kleines Pygidium, SMF 16969; ×12.— Dorsal-Ansicht.
7. Vollständiges, mittelgroßes Pygidium, SMF 16970; ×8.— Dorsal-Ansicht.
8. Vollständiges, großes Pygidium, SMF 16971; ×5.— Seiten-Ansicht, mit Eindrücken der „pygidial appendage muscles" auf der Rhachis.



G. Hahn: Trilobiten aus dem Kohlenkalk Belgiens. 3: *Phillipsia* und *Cummingella*.

Schriften.

Böger, H.: Zur Stratigraphie des Unterkarbons im Velberter Sattel. — Decheniana, **114** (2): 133-170, 4 Taf., 5 Abb.; Bonn 1962.

Bouček, B. & Přibyl, A.: Revision der Trilobiten aus dem slowakischen Oberkarbon. — Geologické práce, **20**: 5-16 [tschechischer Text], : 17-49 [deutscher Text], Taf. 1-10, 1 Tab.; Bratislava 1960.

Bright, R. C.: A paleoecologic and biometric study of the Middle Cambrian trilobite *Elrathia kingii* (Meek). — J. Paleont., **33** (1): 83-98, Taf. 17-18, 8 Abb., 2 Tab.; Menasha/Wisc. 1959.

Delépine, D.: Les goniatites du Dinantien de la Belgique. — Mém. Mus. roy. Hist. natur. Belg., **91**: 1-91, Taf. 1-5; Brüssel 1940.

Goldring, R.: The Upper Devonian and Lower Carboniferous trilobites of the Pilton beds in N. Devon, with an appendix on goniatites of the Pilton beds. — Senck. leth., **36** (1-2): 27-48, Taf. 1-2, 7 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1955.

— — —: Lower Tournaisian trilobites in the Carboniferous limestone facies of the south-west province of Great Britain and of Belgium. — Palaeontology, **1** (3): 231-244, Taf. 43; London 1958.

Hahn, G.: Trilobiten der unteren *Pericyclus*-Stufe (Unterkarbon) aus dem Kohlenkalk Belgiens.

Teil 1: Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* n. sg., n. sp. — Senck. leth., **44** (3): 209-249, Taf. 37-38, 36 Abb., 6 Tab.; Frankfurt am Main 1963.

Teil 2: Morphologie, Variabilität und postlarvale Ontogenie von *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964 und *Piltonia kuehnei* n. sp. — Senck. leth., **45** (5): 347-379, Taf. 32-33, 7 Tab.; Frankfurt am Main 1964. [1964c]

— — —: Revision von *Brachymetopus maccoyi* (Portlock 1843) (Trilobita; Unter-Karbon). — Senck. leth. **45** (1-4): 151-165, Taf. 20, 1 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1964. [1964a]

— — —: Die Gattung *Brachymetopus* McCoy (Trilobita) im Etroeungt und Unter-Karbon Deutschlands. — Senck. leth., **45** (1-4): 167-199, Taf. 21-22, 10 Abb., 6 Tab.; Frankfurt am Main 1964. [1964b]

Kaufmann, R.: Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der Oberkambrischen Trilobitengattung *Olenus* Dalm. — Abh. geol.-palaeont. Inst. Greifswald, **10**: 1-54, 19 Abb., 16 Tab.; Greifswald 1933.

Koninck, L. G. de: Description des animaux fossiles qui se trouvent dans le terrain Carbonifère de Belgique. — : I-IV, 1-650, 3 Tab., 69 Taf.; Paris u. Bonn 1842-1844.

Moeller, V. von: Über die Trilobiten der Steinkohlenformation des Ural. — Bull. Soc. imperial. natur. Moscou, **40**: 120-200, Taf. 2; Moskau 1867.

Müller, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie. — **1** [Allgemeine Grundlagen]: I-XII, 1-322, 177 Abb., 10 Tab.; Jena (Gustav Fischer) 1957.

Paul, H.: The relationship of the Pilton beds in North Devon to their equivalents on the continent. — Geol. Mag., **74**: 433-442; London 1937.

Phillips, J.: Illustrations of the geology of Yorkshire or a description of the strata and organic remains, part 2: The Mountain Limestone District. — : I-XX, 1-253, 25 Taf.; London 1836.

Portlock, J. E.: Report of the geology of the county of Londonderry and parts of Tyrone and Fermanagh. — : 1-784, 38 Taf., 8 Profile; Dublin-London 1843.

Raw, F.: The development of *Leptoblastus salteri* and other trilobites. — Quart. J. geol. Soc. London, **81**: 223-324, Taf. 15-18, 1 Abb.; London 1925.

Reed, F. R. C.: Some new Carboniferous trilobites. — Ann. Mag. natur. Hist., (11) **9**: 649-672, Taf. 8-11; London 1942.

— — —: The genera of British Carboniferous trilobites. — Ann. Mag. natur. Hist., (11) **10**: 54-65; London 1943. [1943 a].

— — —: Some Carboniferous trilobites from Scotland. — Ann. Mag. natur. Hist., (11) **10**: 176-186; London 1943. [1943 b].

Richter, Rud. & E.: Kulm-Trilobiten von Aprath und Herborn. Unterlagen zum Fossilium Catalogus, 7. — Senckenbergiana, **19**: 108-115, 6 Abb.; Frankfurt am Main 1937.

— — —: Proetidae von oberdevonischer Tracht im deutschen, englischen und mittelmeerischen Unter-Karbon. Unterlagen zum Fossilium Catalogus, 8. — Senckenbergiana, **21**: 82-111, 31 Abb.; Frankfurt am Main 1939.

— — —: Die Trilobiten der Erdbach-Zone (Kulm) im Rheinischen Schiefergebirge und im Harz. 1. Die Gattung *Phillibole*. — Senckenbergiana, **30**: 63-94, Taf. 1-5; Frankfurt am Main 1949.

— — —: Der Beginn des Karbons im Wechsel der Trilobiten. — Senckenbergiana, **32**: 219-266, Taf. 1-5, 10 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main 1951.

Scupin, H.: Die Trilobiten des niederschlesischen Untercarbon. — Z. dtsch. geol. Ges., **52** (1): 1-20, Taf. 1, 3 Abb.; Berlin 1900.

Smyth, L. B.: The Carboniferous rocks of Hook Head, County Wexford. — Proc. roy. irish Acad., **39** (Sect. B), 26: 523-566, Taf. 15-20; Dublin 1930.

Stubblefield, C. J.: The genotype of *Cummingella* Reed. — Geol. Mag., **83**: 186-191; London 1946.

Weber, V. N.: Trilobites of the Carboniferous and Permian system of the U. S. S. R., 1, Carboniferous trilobites. — Paleont. U. S. S. R. Monogr., **71**: 1-159, 11 Taf., 78 Abb.; Moskau und Leningrad 1937.

Weller, J. M.: Carboniferous trilobite genera. — J. Paleont., **10** (8): 704-714, Taf. 95; Menasha/Wisc. 1936.

Woodward, H.: Monograph of British Carboniferous trilobites. — Palaeontograph. Soc., **37**, **38**: 1-86, Taf. 1-10; London 1883, 1884.

Zusammenfassung
zu Teil 1-3 (Hahn 1963, 1964c und d).

Die Trilobiten-Fauna des Kohlenkalkes von Modave (E-Belgien) wird in 3 Teilen beschrieben. Sie besteht aus den Arten *Cyrtosymbole (Belgibole) belgica* Hahn 1963 [Teil 1], *Brachymetopus maccoyi spinosus* Hahn 1964a und *Piltonia kuehnei kuehnei* Hahn 1964c [beide in Teil 2] sowie *Cummingella jonesi* cf. *belgica* (V. N. Weber 1937) und *Phillipsia truncatula* (Phillips 1836) [beide in Teil 3]. Diese gehören zu 3 Familien: Proetidae Salter 1864, Brachymetopidae Prantl & Přibyl 1950 und Phillipsiidae Oehlert 1886. Stratigraphisch ist die Modave-Fauna in die untere *Pericyclus*-Stufe zu stellen. Eine kleinere Aufsammlung von Antoing (W-Belgien) wird mitbearbeitet [Teil 2]; sie enthält im wesentlichen nur eine Art, *Piltonia kuehnei antoingensis* Hahn 1964c, daneben wenige Reste von *Phillipsia* cf. *gemmulifera* (Phillips 1836).

Variabilität und postlarvale Ontogenie der Arten und Unterarten werden mit Hilfe variations-statistischer Methoden dargestellt. Für die Pygidien werden die eintretenden Veränderungen besonders herausgestellt [Teil 3]. Es wird gezeigt, daß in bezug auf den Segment-Zuwachs der Rhachis zwei verschiedenartige Verhaltensweisen vorliegen, die in systematischer Hinsicht zu unterschiedlicher Bewertung der Pygidien führen müssen. Die Unterteilung von *Brachymetopus* in die beiden Untergattungen *B. (Brachymetopus)* McCoy 1847 und *B. (Brachymetopina)* Reed 1903 [nach der Nomenklatur in Treatise on invertebrate paleontology, part O: 407-408] wird im Zusammenhang damit für nicht länger vertretbar gehalten. Der Nachweis von Resten der Facial-Sutur auf der Cephalon-Unterseite bei *Brachymetopus* kann erbracht werden.

Die stratigraphische Stellung der Fauna und ihre Beziehungen zu den älteren und jüngeren Trilobiten-Gemeinschaften des W- und mittel-europäischen Unterkarbons wird erörtert [Teil 3]. Es wird gezeigt, daß die Beziehungen der Fauna von Modave zur Fauna der *Gattendorfia*-Stufe enger sind als zu derjenigen der höheren *Pericyclus*-Stufe, daß sich der Schnitt Tournai/Visé also stärker bemerkbar macht als der Übergang von der *Gattendorfia*-Stufe zur *Pericyclus*-Stufe. An Hand der Verteilung im Aufschluß und der mengenmäßigen Zusammensetzung wird versucht, zur Deutung der Lebensweise der einzelnen Arten beizutragen und ihre prozentualen Anteile an der Zusammensetzung der Fauna zu ermitteln. Das Vorkommen von *C. (Belgibole)*, aber auch das von *Brachymetopus* und *Piltonia* in Gruppen wird wahrscheinlich gemacht.

Lebenslauf.

Am 28. 1. 1933 wurde ich, Gerhard Hahn, als Sohn des Autoschlossers Kurt Hahn und seiner Ehefrau Charlotte, geb. Mogdan, in Berlin-Kreuzberg geboren.

Im Jahre 1939 wurde ich in die 29. Volksschule in Berlin-Friedrichshain aufgenommen, die ich vier Jahre besuchte und mit der Aufnahmeprüfung für das Andreas-Realgymnasium in der Koppenstraße (Schlesischer Bahnhof) verließ. Bedingt durch die sich häufenden Bombenangriffe und die damit in Zusammenhang stehende Verlagerung der Schulen blieb ich bis zum Kriegsende in Berlin ohne Unterricht. Von 1945 bis 1950 besuchte ich sodann die Andreas-Oberschule. Im Jahre 1950 erfolgte ein Schulwechsel zur Wald-Oberschule nach Berlin-Charlottenburg, an der ich 1954 die Reifeprüfung ablegte.

Nachdem ich bereits in den letzten Schuljahren durch Herrn Prof. W. O. Dietrich vom Naturkunde-Museum Berlin einen Einblick in die Paläontologie der Säugetiere bekommen hatte, erfolgte im Sommersemester 1954 meine Immatrikulation an der Freien Universität für die Fachrichtung Geologie-Paläontologie. Ich legte den Schwerpunkt meines Studiums speziell auf die Paläontologie und beendete das Studium im Mai 1959 mit der Diplom-Prüfung.

Meine akademischen Lehrer waren:

1. Geologie und Paläontologie: Prof. Dr. M. Richter, Prof. Dr. W. O. Dietrich †, Prof. Dr. R. Schönenberg, Prof. Dr. W. G. Kühne, Prof. Dr. G. Bischoff.
2. Zoologie: Prof. Dr. W. Ulrich, Prof. Dr. K. Günther, Prof. Dr. K. Herter.
3. Genetik: Prof. Dr. H. Lüers.
4. Botanik: Prof. Dr. Th. Eckardt, Prof. Dr. H. Drawert, Dr. F. Thiergart, Dr. J. Gerloff.
5. Mineralogie: Prof. Dr. K. R. Mehnert.
6. Chemie: Prof. Dr. K. F. Jahr.
7. Physik: Prof. Dr. H. Lassen, Prof. Dr. R. Honerjäger.